

(Aus dem physiologischen Institute der deutschen Universität in Prag.)

Zur Physiologie der Insektenmuskeln.

Von

R. H. Kahn.

(Mit 32 Textfiguren.)

Neben den bekannten Untersuchungen über den Mechanismus des Insektenfluges (Marey, Landois, v. Lendenfeld u. a.), welche vorwiegend über die Frequenz der dem Flügelschlage dienenden Muskelaktionen Aufschluss gegeben haben, gibt es nur wenige experimentelle Arbeiten, welche sich mit der Muskulatur der Insekten in muskelphysiologischer Hinsicht beschäftigen. Das liegt wohl hauptsächlich an dem Mangel an geeigneten Untersuchungsobjekten. Denn die zur Verfügung stehenden Muskeln sind klein, sehr zart und schwer überlebend zu präparieren und setzen dadurch der Anwendung muskelphysiologischer Methodik zum Teil unüberwindliche Hindernisse entgegen. Die bisher vorliegenden Untersuchungen beschäftigen sich mit der die Käferbeine in Bewegung setzenden Muskulatur und stammen von v. Fleischl, Schönlein und Rollett. Von ihnen wird später im Vergleiche mit unseren Resultaten die Rede sein. Ferner sind eine Reihe von Untersuchungen über die an zum Teil ausgeschnittenen, überlebenden Insektenmuskeln zu beobachtenden, wellenförmig über die Organe fortschreitenden Bewegungserscheinungen angestellt worden (Bowman, Brücke, Kühne, Aeby). Über diese ist in den später zu zitierenden Untersuchungen von Rollett ausführlicher berichtet.

Anatomisches und funktionelles Verhalten des Untersuchungsobjektes. Starre. Absolute Muskelkraft.

Wir besprechen im Folgenden die Resultate von muskelphysiologischen Untersuchungen an einem bisher nicht benutzten, aber zu Vielem sehr geeigneten Objekte, an den mächtigen Sprungbeinen

von *Locusta viridissima*, der grossen grünen Laubheuschrecke. Dieses Versuchstier steht bei uns zulande zur Zeit der beendigten Feldmahd im August und Anfang September zur Verfügung. Allerdings ist es nicht leicht, eine genügende Anzahl unbeschädigter Exemplare zu erhalten. Denn lässt man beim Einfangen nicht die grösste Vorsicht walten, dann entledigen sich die Tiere ihrer Sprungbeine durch Autotomie, und es kommt vor, dass die zum Fange ausgesendete Person zehn Heuschrecken mit zusammen nur fünf Sprungbeinen einliefert. Indessen ist es doch im vorigen Sommer gelungen, etwa 35 unbeschädigte Exemplare zu erhalten, an denen die zu beschreibenden Versuche angestellt worden sind. Unter der gewöhnlichen Pflege, welche man den Tieren in einem nicht besonders dazu eingerichteten Laboratorium angedeihen lassen kann, bleiben dieselben nur wenige Tage in versuchsfähigem Zustande. Es hat sich herausgestellt, dass man sie am Besten in einem bedeckten grossen Aquarienglase hält, welches, mit grünen Pflanzenzweigen gefüllt, feucht gehalten wird, und dessen Luft man fleissig, am Besten durch Durchblasen, erneuert. Nahrung nahmen die Tiere nur wenig zu sich. Gelegentlich wurden Blätter von *Sambucus nigra* angefressen, dagegen wurden tote Gefängnisgenossen recht begierig verzehrt. Auf solche Weise gelang es meistens, die Tiere 3—5 Tage versuchsfähig zu erhalten.

Bei der verhältnismässigen Spärlichkeit des Materials und dem Wunsche, möglichst viele verschiedene, wenn auch vorläufig nur orientierende Versuche anzustellen, konnte Manches nur flüchtig ausgearbeitet werden und muss späterer genauer Untersuchung vorbehalten bleiben. Im Allgemeinen ergaben die Versuche indessen ganz interessante Resultate, welche eine Mitteilung schon in Anbetracht des Umstandes rechtfertigen, dass über die Insektenmuskulatur nicht viel bekannt ist.

Das Untersuchungsobjekt bildeten, wie erwähnt, die Sprungbeine, nämlich die im Schenkel des Sprungbeines eingelagerten Muskeln. Sie sind es, welche einerseits den Sprung des Tieres vermitteln, andererseits vor und nach dem Sprunge die sprungbereite Haltung des Beines herstellen. Eine Darstellung der anatomischen Verhältnisse der Beinmuskulatur der Sprungbeine der Heuschrecke habe ich in der mir zur Verfügung stehenden Literatur nicht aufgefunden. Daher war ich darauf angewiesen, das anatomische Verhalten der

in Betracht kommenden Muskeln, soweit es für physiologische Zwecke nötig war, selbst zu untersuchen. Es stellte sich, wie zu erwarten war, heraus, dass die Anordnung der Muskeln im Schenkel des Heuschreckensprungbeines im Prinzip jener entspricht, welche in den Käferbeinen mehrfach beschrieben worden ist.

Um zunächst in groben Umrissen unser Untersuchungsobjekt zu beschreiben, führen wir eine schematisch gehaltene Skizze des linken Sprungbeines von *Locusta*, von aussen gesehen, vor.

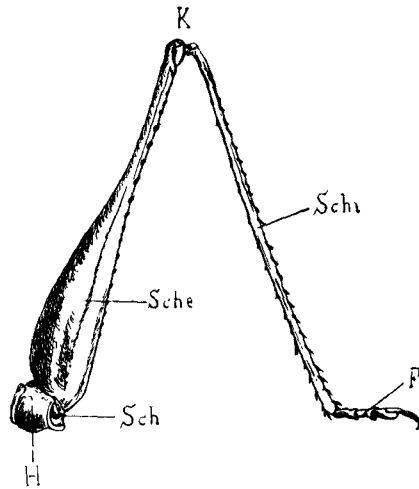


Fig. 1.

Fig. 1 zeigt dasselbe in jener Haltung, aus welcher das am Boden sitzende Tier den Sprung vollführt. Das Bein gliedert sich in fünf Teile, die Hüfte (Coxa, *H*), den Schenkelring (Trochanter, *Sch*), den Schenkel (Femur, *Sche*), die Schiene (Tibia, *Schi*) und den Fuss (Tarsus, *F*). Es entspricht dies dem allgemeinen Bauplane des Insektenbeines, von dem zum Beispiel bei Kolbe¹⁾ ein gutes Schema zu finden ist. Mit dem Rumpfe ist die Hüfte des Sprungbeines durch eine Hüftangel (trochantinus) verbunden. Der Schenkelring ist an den Sprungbeinen verhältnismässig sehr klein und von dem vorspringenden Rande der Hüfte zum grossen Teil verdeckt. Der Schenkel ist bei den Heuschrecken sehr stark kolbig verdickt und hat die Form einer Keule. Der dicke Teil des Schenkels

1) H. J. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten S. 273. Berlin 1893.
Pflüger's Archiv für Physiologie. Bd. 165.

enthält die Muskeln, welche zu unseren Experimenten dienten. Diese bewegen die im Kniegelenke (*K*) eingelenkte Schiene, und zwar streng im Sinne der Beugung und Streckung mit Ausschluss jeder anderen Bewegungsweise. Dieses Gelenk ist nämlich ein Winkelgelenk (Scharniergelenk), indem die beiden Gliederenden nicht bloss durch eine Gelenkhaut verbunden, sondern auch mit Gelenkhöckern bzw. entsprechenden Vertiefungen ausgestattet sind. Auf solche Weise ist die Bewegung der Tibia gegen den Schenkel nur um eine Achse bzw. nur mit einem Grade der Freiheit möglich¹⁾. Schenkel und Schiene zusammen bilden unser Untersuchungsobjekt.

Die Muskeln, welche im Femur enthalten sind, finden sich bei *Locusta* prinzipiell in derselben Anordnung, welche auch bei anderen Insekten gilt. Es sind zwei, die Schiene bewegende Muskeln vorhanden, ein Strecker und ein Beuger der Schiene. Bei Burmeister²⁾ findet sich die Bemerkung, „dass bei *Locusta* diese Muskeln sehr gross und besonders am Grunde nach der Form des Schenkels bauchig“ sind. Eine gute Abbildung und Beschreibung der Verhältnisse im Schenkel von *Dytiscus* ist von Bauer³⁾ geliefert worden. Der *M. extensor tibiae* liegt an der Lateralseite des Schenkels, mit der er fast der ganzen Länge nach verwachsen ist. Mit kräftiger Sehne inseriert er am lateralen Tibiafortsatz. Der *M. flexor tibiae* ist bei *Dytiscus* bedeutend stärker als der Extensor. Er entspringt, ähnlich wie dieser, an der Medianseite und ist mit ihr auch fast der ganzen Länge nach verwachsen. Er besteht aus zwei, durch ihre Faserrichtung deutlich getrennten Bäuchen, die mit gemeinsamer Sehne am medialen Tibiafortsatz inserieren. Endlich findet sich im Schenkel noch ein dritter Muskel, nämlich ein Muskelbauch des *M. flexor unguium*, welcher die Kralle beugt. Der zweite Bauch desselben entspringt in der Schiene und umschliesst hier die Sehne des ersten, indem sich seine Fasern ebenfalls mit ihr verbinden. Die Sehne selbst geht durch das Schenkel-Schienengelenk hindurch. Sehr ähnliche Verhältnisse sind für den Hirschkäfer bei Graber⁴⁾ und für die Biene bei Zander⁵⁾ ab-

1) Genauerer über Gelenke der Insekten bei Kolbe, a. a. O. S. 289.

2) H. Burmeister, Handb. d. Entomologie Bd. I S. 282. Berlin 1832.

3) A. Bauer, Die Muskulatur von *Dytiscus marginalis*. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. 95 S. 594. 1910.

4) V. Graber, Die Insekten, I. Teil S. 160. München 1877.

5) E. Zander, Handb. d. Bienenkunde, III. Teil S. 46. Stuttgart 1911.

gebildet. Auch bei der Biene finden sich alle drei erwähnten Muskeln in der Schiene vor, ein Chitinfaden zieht als Krallensehne durch Schenkel, Knie, Schiene, Ferse und Fussglieder. Diese Einrichtung von Führung einer Sehne durch mehrere Gelenke hindurch kommt auch sonst bei den Insekten vor¹⁾).

Bei *Locusta*, der Heuschrecke, zeigen die Muskeln des Schenkels des letzten Beinpaares insofern ein charakteristisches Verhalten, als es sich um Sprungbeine handelt. Entsprechend der geforderten mächtigen Leistung beim Sprunge sind sie besonders entwickelt, namentlich der Strecker der Schiene besitzt ein Volumen, wie es bei den Insekten wohl nur selten noch vorkommt. Da in den zu beschreibenden Versuchen der Fuss des Sprungbeines keine Rolle spielte, ist für uns das Verhalten des Flexor unguium, welcher auch bei *Locusta* typisch vorhanden ist, ohne weiteres Interesse. Dagegen sei zunächst in gröberen Umrissen das Verhalten von Strecker und Beuger des Sprungbeines an der Hand eigener Untersuchungen geschildert.

Der *M. extensor tibiae*, der Strecker der Schiene, ist ein ungemein stark entwickelter gefiederter Muskel, dessen Bauch in jenem Teile des Schenkels liegt, welcher, von aussen betrachtet, bauchförmig auf der oberen und äusseren Fläche des proximalen Drittels desselben hervorspringt. Das Chitinskelett des Schenkels bildet an dessen nach unten (bodenwärts) und etwas nach innen gewendeten Fläche eine Art von Verstärkungspfeiler mit einer bodenwärts sehenden Rinne. Gleich einer länglichen Haube sitzt diesem Pfeiler eine gewölbte Chitinkuppel auf, der eben erwähnte Skelettbauch, welcher den Strecker der Schiene umschliesst.

Fig. 2, welche den rechten Schenkel von *Locusta* schematisch in der Ansicht von innen nach Abhebung der Chitindecke vorführt, lässt diese Einlagerung des Streckers erkennen. Der Muskel ist mehrzeilig gefiedert, die einzelnen Muskelfasern sind ziemlich kurz und treten unter erheblichem Winkel an eine zentral im Muskelbauche gelegene Sehne heran. Sie entspringen an der Innenfläche der Chitinhautwölbung, und zwar im wesentlichen an der äusseren und oberen Fläche. Fig. 3 zeigt den rechten Schenkel in der Ansicht von aussen. Das hauptsächliche Ursprungsfeld des Streckers

1) Vgl. O. Bütschli, Vorlesungen über vergl. Anatomie, 2. Lieferung S. 414. Leipzig 1912.

der Schiene ist durch kleine Kreise markiert. Aus Fig. 4 (Ansicht von innen) ist zu ersehen, dass sich dieses Ansatzfeld zwar auch über die Dorsalfläche des Schenkels nach innen erstreckt, dass aber die Mitte der Innenfläche selbst keine Muskelansätze trägt. Tatsächlich kann man hier die Chitindecke vorsichtig abheben, ohne wesentliche Muskelansätze zu zerstören. Durch solche Abhebung gewinnt man Präparate wie jenes, nach welchem schematisch Fig. 2 gezeichnet wurde. Die in dieser Figur links gelegenen Partien des Streckers entspringen an der dorsalen und zum Teil an der ab-

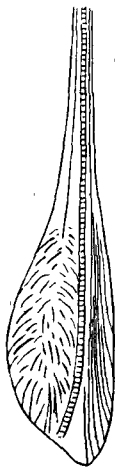


Fig. 2.

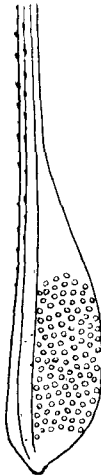


Fig. 3.



Fig. 4.

gehobenen inneren Chitinwand, die rechts gelegenen kommen aus der Tiefe von der lateralen, in der Fig. 2 abgewendeten Wand des Schenkels. Durch die geschilderten Ursprungsverhältnisse entsteht also ein gefiederter, starkbauchiger Muskel. In der Achse des Muskels findet sich eine flache Chitinsehne, an welche sich die einzelnen Muskelfasern ansetzen. Diese Sehne zieht als ein helles, breites und sehr dünnes Band unter der dorsalen Wand des Schenkels kniewärts.

An der ventralen, bodenwärts gerichteten Fläche des Schenkels verläuft der *M. flexor tibiae*, der Beuger der Schiene. Dieser Muskel ist bei *Locusta* weitaus schwächer als der Streckers. Auch ist er anders gebaut. Sein Ansatzfeld an der Innenfläche der Chitinhülle ist in Fig. 3 punktiert zu erkennen. Seine Fasern entspringen

wesentlich an dem proximalen Drittel des obenerwähnten, das Hauptgerüst des ganzen Schenkels bildenden Chitinpfeiler, hauptsächlich an dessen lateralem Teile. Der dünne Muskelbauch liegt etwa an der Innenfläche der erwähnten, bodenwärts sehenden Rinne des Pfeilers. Der Muskel ist im wesentlichen einseitig gefiedert, seine Fasern sind 8—10 mm lang und liegen also annähernd der Zugrichtung des Muskels parallel. Sie heften sich an eine dunkelbraun gefärbte, bandförmige Chitinsehne an, welche unter der ventralen Schenkelfläche an der Innenseite des Pfeilers kniewärts zieht. Die beiden Muskelbäuche sind voneinander durch eine in der Schenkelachse ziehende starke, wie es scheint, unverästelte Trachee getrennt, welche durch das Kniegelenk in die Schiene zieht. Ausserdem liegt derselben eine lange, sehr dünne, glasklare Sehne einer Schenkelportion des *M. flexor unguium* an. Die zugehörigen spärlichen Muskelfasern entspringen im proximalen Teile des Schenkels zugleich mit jenen des Streckers, die Sehne zieht zu dem in der Schiene liegenden Teile des Krallenmuskels. Fig. 2 zeigt in der Mitte des Schenkels die beschriebene Trachee, im rechten Teile die Lage der Fasern des Beugers der Schiene.

Es ist also zu ersehen, dass Strecker und Beuger sich vor allem dadurch voneinander unterscheiden, dass der erstere kürzere Muskelfasern, aber einen um vieles grösseren Querschnitt besitzt. Während er demgemäss zu grosser Kraftentfaltung fähig ist, wird die Leistungsfähigkeit des schlanken Beugers eine weit geringere sein. Das entspricht auch der Art der Beanspruchung des Beines bei seiner wesentlichsten Leistung, beim Sprunge.

Die beiden bandförmigen Chitinsehnern ziehen nun zu beiden Seiten der Trachee durch die Röhre des distalen Schenkelabschnittes zum Kniegelenke, um an der Schiene zu inserieren. Diese besitzt einen eigentümlich gestalteten Kopf, welcher im wesentlichen einen zweiarmligen Hebel mit ungleich langen Armen darstellt.

Fig. 5 zeigt grobschematisch die hier herrschenden Verhältnisse. Das distale Ende des Schenkels besitzt an der lateralen und medialen Seite je einen Fortsatz, welcher innen die Gelenkvertiefung trägt. In dieser ruhen jederseits ein Gelenkhöcker des Schienenkopfes. Dieser ist, wie in Fig. 5 dargestellt, bajonettförmig von der „Diaphyse“ der Schiene abgebogen und wird durch die Drehungsachse des Gelenkes, welche die beiden Gelenkhöcker (*) verbindet, im Verhältnis von etwa 1:2 geteilt. Der dadurch entstehende längere Hebelarm,

an dessen Ende die Sehne des Streckers angreift, misst bei mittelgrossen Tieren etwa 1 mm. Am Ende des kürzeren Hebelarmes inseriert die Beugersehne. Der Kopf der Schiene ist hohl, gegen den Schenkel geöffnet, und es tritt durch diese Öffnung zwischen den beiden Sehneninsertionspunkten die Trachee und die feine Sehne des *M. flexor unguium* in die Schiene ein. Das ganze Gelenk ist durch eine Gelenkhaut umschlossen, welche, vom Schenkel kommend, sich am „Halse“ der Schiene befestigt. Auf deren etwas komplizierte Lagerungsverhältnisse sei hier weiter nicht eingegangen.

Es ist klar, wie durch die Wirkung der Muskeln auf den zweiarmligen Hebel Streckung und Beugung der Schiene zustande kommt.

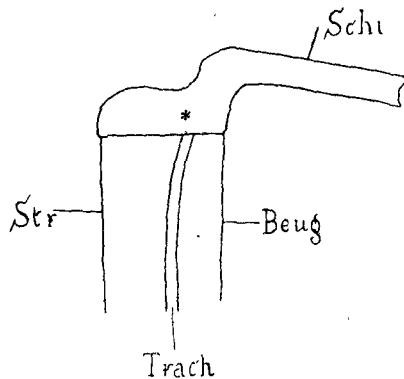


Fig. 5.

Dabei wirkt also der mächtige Strecker an einem etwa doppelt so langen Hebelarme als der Beuger. Im ruhenden Zustande des Tieres halten diese beiden Muskeln als reine Antagonisten einander das Gleichgewicht in einer ziemlich charakteristischen Stellung der Schiene zum Schenkel. Der Winkel, den die beiden Teile des Beines miteinander einschliessen, beträgt etwa 40°. Die Stellung des Beines in der Ruhe, während der Leib des Tieres annähernd horizontal über dem Boden schwebt, ist in Fig. 1 wiedergegeben. Schneidet man das Bein in der Hüfte ab, so wird regelmässig der Winkel grösser. Gewöhnlich steht dann die Schiene zum Schenkel im rechten Winkel. Es ist also in der Ruhestellung des Tieres der Beuger der Schiene insofern im Übergewicht, als durch eine Einflussnahme, welche von höheren Orten kommt, entweder ein erhöhter Tonus des Beugers oder eine stärkere Erschlaffung des Streckers andauernd aufrechterhalten wird.

Aus der beschriebenen Stellung heraus ist das Tier imstande, zu springen. Gewöhnlich aber vermindert es vor dem Sprunge den Winkel zwischen Schenkel und Schiene noch mehr, und zwar bis zu 25° und weniger. Indessen habe ich selbst bei *Locusta* im Laboratorium nie beobachtet, dass Schenkel und Schiene einander bis zur Berührung genähert werden; wie das bei Burmeister, Kolbe und du Bois-Reymond¹⁾ angegeben ist. Auch streckte *Locusta viridissima* niemals die Oberschenkel wagrecht aus und klappte die Schienbeine ein, wie es Graber berichtet. Der Sprung erfolgt nun durch gleichzeitige Kontraktion der beiden Strecker der Schienen, durch welche eine Streckung der Kniee oft bis zu 180° erfolgt. Dadurch wird dem Körper jener Stoss nach oben und vorn erteilt, welcher ihn fortschnellen lässt. Unmittelbar danach führt der Beuger die Schiene wieder in die Ausgangsstellung zurück. Natürlich sind mit den beschriebenen Bewegungen auch noch andere sehr komplizierte in den benachbarten Gelenken zwangsläufig verbunden, auf welche hier weiter nicht eingegangen sei.

Die oben beschriebene Ruhestellung in einem Winkel von etwa 40° wird weiters sofort verändert, wenn man eine der beiden Muskelsehnen durchschneidet. Nach Eröffnung der Gelenkhaut lassen sich mit einiger Übung die Sehnen ziemlich leicht mit feinen Instrumenten hervorholen und isoliert durchtrennen. Durch das Loch in der Gelenkhaut wird eine Eröffnung der Leibeshöhle verursacht, welche zum Austritte von Blutflüssigkeit aus der Öffnung führt. Diese vertrocknet sehr bald, nachdem sie das Gelenk und die Falten der Gelenkhaut von aussen erfüllt hat, und führt auf solche Weise häufig zu einer Versteifung des Gelenkes, namentlich dann, wenn keine weiteren Bewegungen des Gelenkes mehr eingetreten sind. Es sind daher die Folgen der Sehnendurchschneidung am lebenden Tiere nur in der ersten Zeit leicht, später aber nur mit Vorsicht zu beurteilen. Die Durchschneidung der Beugersehne verursacht sofort eine Streckung im Kniegelenk. Die Schiene steht nun in einem Winkel von etwa 90° gegen den Schenkel. In dieser Stellung bleibt sie am lebenden Tiere weiterhin stehen, so dass der Fuss den Boden nicht mehr berührt, während der Schenkel die normale Haltung beibehält. Es befindet sich also der Beuger unter normalen

1) R. du Bois-Reymond, Physiologie der Bewegung in Winterstein's Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 3 1. Hälfte S. 123. 1911.

Verhältnissen andauernd in einem ziemlich hohen Grade tonischer Verkürzung. Die Durchschneidung der Streckersehne dagegen bewirkt sogleich vermehrte Beugung der Schiene. Diese steht nun im Winkel von 25—30° zum Schenkel und steht steil am Boden auf. Beim Laufen des Tieres wird daher, da der Fuss am Boden haftet, das Kniegelenk passiv gestreckt und sofort wieder aktiv gebeugt.

Da nach Abschneiden des Beines von der Hüfte eine Winkelstellung im Kniegelenke von etwa 90° ebenso eintritt wie nach Durchschneidung der Beugersehne, während nach Durchschneidung der Streckersehne der am ruhenden Tiere schon recht spitze Winkel (ca. 40°) noch spitzer wird, so ergibt sich, dass alle diese Erscheinungen im Wesentlichen auf die unter normalen Verhältnissen sehr hochgradige, zentral bedingte tonische Verkürzung des Beugers zurückzuführen sind. Der Strecker dagegen verhält sich nach Abschneiden des Beines ebenso wie nach Verlust seines Antagonisten. Er ist also nicht andauernd in tonischer Verkürzung, sondern wird durch seinen Antagonisten passiv gedehnt erhalten. Dieses Verhalten der beiden Muskeln entspricht dem Hauptzwecke der Verwendung des letzten Beinpaars beim Sprunge. Denn die andauernde tonische Verkürzung des Beugers gewährleistet die sprungbereite Haltung des Beines, die leichte Anspannung des Streckers unterstützt nach bekanntem muskelphysiologischem Gesetze infolge Minderung des Verlustes an sogenannter Anspannungszeit die rasche, kräftige Wirkung bei seiner plötzlich einsetzenden Kontraktion.

Entsprechend dem weit grösseren Querschnitte und dem Angriffe an einem etwa doppelt so grossen Hebelarme überwiegt bei gleichzeitiger Tätigkeit der Strecker bei Weitem über den Beuger. Diese Erscheinung ist durch künstliche Reizung des Beines schwer darzustellen. Die einfachste, schon von Fleischl¹⁾ am Käferbein angewendete Methode besteht im Einstechen von mit Drähten armierten Nadeln in den sonst unversehrten Schenkel zum Zwecke der elektrischen Reizung. Die Resultate, welche man hierbei erzielt, sind an unserem Objekte ganz unregelmässig. Denn je nachdem die beiden Muskeln von den Stromschleifen getroffen werden, und je nach der wechselnden Stromdichte in ihnen, überwiegt das eine Mal die Beugung der

1) E. Fleischl, Über das Verhalten von Käfermuskeln gegen Reize. Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1875 Nr. 29 S. 469.

Schiene, dann wieder die Streckung, und man kann es je nach der Wahl der Reizstellen auch erzielen, dass eine Bewegung im Kniegelenke überhaupt nicht stattfindet. Sehr charakteristisch hingegen ist das Überwiegen des Streckers bei eintretender Wärmestarre.

Was die Verhältnisse bei der Starre unserer Muskeln überhaupt anlangt, so habe ich mich sehr bemüht, regelmässige Befunde bezüglich des Eintrittes der Totenstarre zu erheben. Ein Erfolg wurde dabei nicht erzielt. Wie es scheint, tritt die Totenstarre erst sehr spät ein. Aber es gelingt kaum, mit Sicherheit sie zu konstatieren. Eine Steifigkeit der Gelenke durch Muskelrigidität ist nicht festzustellen, vielleicht zum Teil weil man bei der Prüfung stets an einem sehr langen Hebelarm arbeitet. Auch eine nennenswerte Stellungsänderung der Extremitätenteile zueinander tritt nicht ein. So gelang es mir überhaupt nicht, vor dem Eintritt der Vertrocknung, (bzw. bei Aufbewahrung des Präparates in der feuchten Kammer vor Eintritt der Fäulnis) mit Sicherheit die Totenstarre zu konstatieren. Ganz anders verhält es sich mit der Wärmestarre. Die Versuchsanordnung zur Beobachtung derselben ist sehr einfach: Man amputiert das Bein an der Hüfte und die Schiene in der Mitte ihres Verlaufes, durchschneidet die Sehne eines der beiden Muskeln, am besten die des Beugers, und befestigt das Präparat mit feinen Fäden an dem Quecksilbergefassee eines feinen Thermometers, so dass der Schenkel senkrecht steht, während die Schiene im Winkel ca. 90° stehend senkrecht zur Thermometerachse sich befindet. Nun befestigt man das Thermometer senkrecht an einem Stativ, so dass das Quecksilbergefass mit dem proximalen, die Muskeln enthaltenden Schenkelende in ein Becherglas mit Wasser oder Kochsalzlösung eintaucht. Indem man das Wasser langsam erwärmt, beobachtet man zugleich den Stand der Quecksilbersäule und das Verhalten des Kniegelenkwinkels. Solche Versuche ergeben mit grosser Regelmässigkeit, dass der Winkel bei einer Temperatur von 45° C. zu wachsen beginnt, wenn die Beugersehne durchgeschnitten war. Der Streckter verkürzt sich nun sehr rasch, die Schiene stellt sich dem Schenkel parallel, und in dieser vollkommenen Streckstellung bleibt der Muskel dauernd in Starreverkürzung. Eine anfängliche Verkürzung bei niedrigerer Temperatur, wie sie in Analogie mit den Muskeln anderer Tierarten von Vernon¹⁾ an *Dytiscus* beschrieben

1) H. M. Vernon, Heat rigor in cold-blooded animals. Journ. of Physiol. vol. 24 p. 239. 1899.

worden ist, habe ich an *Locusta* bei dem beschriebenen Verfahren nicht beobachtet. Es mag sein, dass hier die Kraft, mit welcher sich der Muskel anfänglich verkürzt, eine so geringe ist, dass die Schiene nicht bewegt wird. Immerhin wäre es auffällig, dass die zweite, nach Vernon schwache Verkürzung hier so umfangreich sein sollte. Vernon gibt für den Beginn der zweiten Verkürzung 46° C. an. Das stimmt mit unseren Befunden gut überein. Übrigens wäre dieses für den Insektenmuskel angegebene Verhalten an unserem Objekte, falls einmal genug Material zur Verfügung, leicht noch genauer zu verfolgen, zumal die Untersuchungen von Vernon unter der Ungunst seines Objektes (Beine von *Dytiscus*) offenbar zu leiden hatten.

Stellt man die beschriebenen Versuche an, ohne vorher eine der beiden Sehnen durchschnitten zu haben, dann bekommt man den Effekt der Wärmestarre der ganzen Muskulatur zu sehen. Dieser besteht in Streckung der Schiene bis 180° . Es überwiegt also bei weitem der Strecker. Jedoch beginnt die Bewegung der Schiene erst bei einer etwas höheren Temperatur (ca. 48° C.), offenbar als Ausdruck des Umstandes, dass zunächst beide Muskeln einander das Gleichgewicht halten. Schliesslich macht sich das Übergewicht des Streckers geltend.

Endlich sei zur Charakteristik unserer Muskeln noch einiges über die sogenannte absolute Muskelkraft erwähnt. Seit jeher hat die Tatsache Aufmerksamkeit erregt, dass gerade die Insekten erstaunlicher körperlicher Kraftleistungen fähig sind. Eine ganze Reihe von Forschern¹⁾ beschäftigte sich damit, die Zug-, Schiebe- und Tragkraft dieser Tiere beim Gange, Sprunge und Fluge festzustellen. Die besonderen Leistungen, welche dabei festgestellt wurden, erklären sich zwanglos aus dem Borelli'schen²⁾ Satze. Tatsächlich findet man die absolute Muskelkraft im Sinne E. H. Weber's (Grösse des im Überlastungsverfahren eben vom Muskel gehobenen Gewichtes, bezogen auf seinen Querschnitt) bei Insektenmuskeln nicht auffallend hoch. Camerano³⁾ hat an verschiedenen Insektenarten die absolute Kraft der Kaumuskeln bestimmt. Er fand auf solche Weise mittlere Werte von 3,6—6,9 kg. Beim Menschen lassen

1) Näheres hierüber bei Kolbe, a. a. O. S. 375.

2) Näheres hierüber bei R. du Bois-Reymond, a. a. O. S. 37.

3) Camerano, *Recherches sur la force absolue des muscles des insectes*. Arch. ital. de Biol. t. 18 p. 149. 1893.

sich bekanntlich Werte von 6—10 kg, beim Frosche etwa 3 kg erheben. An unseren Muskeln kommt man mit folgendem Verfahren zu regelmässigen Resultaten. Das Bein wird in der Hüfte amputiert, die Beugersehne wird durchschnitten, die Schiene in ihrer Mitte durchtrennt, und nun steckt man den Schenkel mit zwei feinen, mit Drähten armierten Nadeln auf einen passend zugeschnittenen, im Stative befestigten Kork, so dass er vertikal mit dem Kniegelenke nach oben fixiert ist. Die Nadeln werden derart eingestochen, dass die eine durch den proximalsten Teil des Schenkels, die andere in seiner Mitte auf der Beugeseite des Kniegelenkes durchgestossen wird. Ausserdem hält eine durch das distale Ende des Schenkels ebenfalls auf der Beugeseite durchgestochene stärkere Nadel das Präparat ganz unbeweglich. Nun wird die Schiene genau 10 mm vom Drehpunkte des Kniegelenkes mit einer feinen Wagschale aus Seidenpapier, die an feinen Seidenfäden aufgehängt ist und auf der Tischplatte eben aufsteht, wenn der Winkel im Kniegelenke etwa 80° beträgt, versehen. Auf solche Weise kann man den Strecker mit verschiedenen Gewichten überlasten und durch elektrische Reizung mittels der eingestochenen Nadeln jenes Gewicht feststellen, welches der Muskel eben zu heben imstande ist. Natürlich sind dabei alle hier nicht näher zu erörternden Kautelen, welche sonst bei muskelphysiologischen Untersuchungen üblich sind, anzuwenden. Gang und Resultat eines solchen Versuches seien gleich geschildert. Der Strecker eines Präparates hob bei Reizung mit einem übermaximalen Öffnungsinduktionsschlage das Gewicht von 4,5 g, im Tetanus 18 g, eben von der Unterlage ab. Da, wie oben erörtert wurde, die Streckersehne ziemlich genau 1 mm von der Drehungsachse des Gelenkes an der Schiene angreift und das Gewicht in 10 mm Entfernung am zweiarmligen Hebel wirkte, entspricht die eben vom Muskel abgehobene Last einem direkt wirkenden Gewichte von 180 g im Tetanus. Der Durchmesser des etwa kreisrunden Muskelbauches betrug 2,2 mm, der Querschnitt also 3,8 qmm. Daraus ergibt sich die absolute Muskelkraft pro Quadratcentimeter mit 4737 g. Das ist ein den Versuchen von Camerano ganz entsprechender Wert. Natürlich ist ein solcher Versuch mit allerlei Fehlern behaftet. Indessen kommt es auch auf den genauen absoluten Wert nicht an, sondern nur auf eine beiläufige Feststellung. Keinesfalls kann von einer besonders grossen absoluten Muskelkraft des Insektenmuskels die Rede sein.

Nachdem wir bisher das allgemeine Verhalten unseres Untersuchungsobjektes geschildert haben, beginnen wir nunmehr mit der Vorführung einer Reihe spezieller Versuche, welche zum Zwecke hatten, die Resultate der Anwendung gebräuchlicher muskelphysiologischer Untersuchungsverfahren an unseren Insektenmuskeln zu prüfen.

Einzelzuckung bei direkter Reizung.

Zum Zwecke der graphischen Verzeichnung der Zuckungen bei direkter elektrischer Reizung unserer Muskeln wurde ein einfaches Verfahren eingeschlagen, welches durch Fig. 6 erläutert wird.

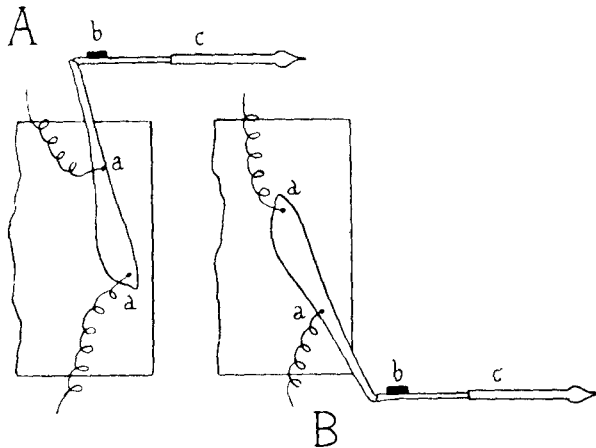


Fig. 6.

Auf ein passend zurechtgeschnittenes Stück einer Korkplatte (in ein Stativ gefasst, welches eine feine Drehung seiner Stange um ihre Längsachse gestattet) wird der Schenkel mit zwei feinen, mit Zuleitungsdrähten armierten Nadeln (*a*) angesteckt. Handelt es sich um Registrierung der Tätigkeit des Streckers (Fig. 6 *A*), dann steht das Knie oben, bei Benutzung des Beugers (Fig. 6 *B*) sieht es nach unten. Der Schenkel wird in beiden Fällen nicht vertikal gestellt, sondern wird derart geneigt an den Kork gesteckt, dass die Schiene, welche nahe dem Kniegelenke (bei *b*) mit einem entsprechenden Gewichte (mit Klebwachs ange kitteter Kupferdraht) belastet ist, den Muskel leicht dehnt. Sie bildet daher im Falle *A* (Streckers) mit dem Schenkel einen spitzen, im Falle *B* (Beuger) einen stumpfen Winkel. Von den Nadeln, welche den Induktionsreiz zuführen,

steckt die proximale stets knapp an der Schnittfläche im Schenkel. Die distale Nadel aber, wenn es sich beim Versuche um den Strecker handelt, möglichst an der ventralen, für den Beugerversuch an der dorsalen Seite, jedesmal etwa in der Mitte des Schenkels. Auf solche Weise weicht die Nadel stets der im Versuche benutzten Muskelsehne aus. Die nicht benutzte Sehne wird zu Beginn der ganzen Präparation durchschnitten. Dabei lässt sich auch bei einiger Übung die Sehne des *M. flexor unguium* sowie die zwischen den Sehnen in die Schiene ziehende Trachee leicht durchschneiden. Nun wird die Schiene etwa in der Mitte durchtrennt, über das proximale Ende ein kurzer, feiner Strohhalm (c) geschoben, welcher eine feine Schreibspitze aus steifem Seidenpapier trägt, und die ganze Anordnung so aufgestellt, dass die Schreibspitze mit zweckmässiger Reibung auf der fein berussten Kymographiontrommel schreibt. Es schreibt also die Schiene ihre durch die Muskeln bewirkte Bewegung selbst auf. Leider ist der Hebel verhältnismässig kurz und die Bewegung relativ umfangreich. Daher beschreibt die Hebelspitze einen Kreisbogen von ziemlich geringem Durchmesser und recht grosser Länge, was der Treue der Kurvenform bei bewegter Schreibfläche natürlich nicht förderlich ist. Indessen kommt der speziellen Gestaltung der Kurve keine besondere Wichtigkeit zu, so dass keine Maassnahmen getroffen wurden, dem geschilderten Übelstande zu begegnen.

Durch die geschilderte Anordnung erhält man also bei Zuführung einzelner Induktionsschläge in der gebräuchlichen Weise und bei Verwendung eines rasche Trommeldrehung gestattenden Kymographions (mit Antrieb durch fallendes Gewicht) einzelne Zuckungskurven von Strecker und Beuger. Derartige Kurven von Käfermuskeln sind bereits von Rollett¹⁾ vorgeführt worden. Dieser Forscher untersuchte an einer Reihe von Käfern, vorzüglich an den beiden Schwimmkäfern *Dytiscus* und *Hydrophilus*, an *Melolontha*, dem Maikäfer und an *Lucanus cervus*, dem Hirschkäfer, unter Anderem auch das Verhalten des Beugers und Streckers, welche den Schenkel des hintersten Beinpaars bewegen. Diese Muskeln, welche

1) A. Rollett, Zur Kenntnis des Zuckungsverlaufes quergestreifter Muskeln. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-naturw. Klasse Bd. 89 Abt. 3 S. 346. 1884. — A. Rollett, Beiträge zur Physiologie der Muskeln. Denkschr. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-naturw. Klasse Bd. 53 S. 193 (S. 241). 1887.

im Innern des Leibes gelegen sind, wurden durch Eröffnung der Bauchhöhle freigelegt, und durch Anlegung von Elektroden direkt gereizt. Die Bewegungen des Schenkels wurden durch Fadenzug auf den Schreibhebel eines Marey'schen Myographions übertragen. Dabei fand eine ungemein starke Vergrößerung der Muskelverkürzung statt, welche Rollett für die beiden Schwimmkäfer auf 77—78fach berechnet. Als wesentlichstes Resultat ergab sich bei diesen Versuchen ein charakteristischer Unterschied in der Dauer und Form der Einzelzuckung bei den verschiedenen Käferarten. Wir verzeichnen in der folgenden Tabelle nach Rollett die von ihm gefundenen Mittelwerte.

Käfer	Mechanisches Latenzstadium in Sekunden	Dauer der Zuckung in Sekunden
Dytiscus	0,017	0,112
Hydrophilus	0,047	0,350
Melolontha	0,075	0,572

Danach besitzen also verschiedene Käfer flinke bzw. träge Muskeln als Beweger der Schenkel ihrer Beine. Durch histologische Studien stellten Rollett¹⁾ u. a. fest, dass die Fasern aller Muskeln bei jedem einzelnen dieser Käfer ganz die gleiche Struktur erkennen lassen, dass sie aber bei den verschiedenen Käferarten in charakteristischer Weise verschieden gebaut sind. (Die Unterschiede beziehen sich auf die Form und Anordnung der Cohnheim'schen Felder, die Lage der Kerne und die Anlage des Sarkoplasmaeäders.) Diese Beobachtungen an den Muskeln der verschiedenen Käferarten stellen also ein Analogon zu den bekannten Erscheinungen an den Wirbeltiermuskeln. Die flinken Dytiscusmuskeln sind den sogenannten weissen, die trägen Hydrophilusmuskeln den roten Wirbeltiermuskeln vergleichbar.

Abgesehen von den in der vorstehenden Tabelle eingesetzten verschiedenen Werten für das Stadium der latenten Reizung und die Dauer der Zuckung zeigen die von Rollett mitgeteilten Kurven bei den verschiedenen Käfern auch eine sehr verschiedene Hubhöhe,

1) A. Rollett, Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. Denkschr. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-naturw. Klasse Bd. 49 S. 81 und Bd. 51 S. 24. 1885.

welche bei *Dytiscus* am grössten, bei *Melolontha* weitaus am kleinsten ist. Indessen ist bei dieser sowie auch zum Teile bei der Beurteilung der Kurvenform nicht zu übersehen, dass die Eigentümlichkeit des Objektes ganz gleichmässige, ja offenbar auch nur mit Sicherheit übersehbare technische Versuchsbedingungen nicht zulässt. Verschiedenheiten in der Anfangsspannung der Muskeln, Zugrichtung des Fadens, Grösse der Belastung bewirken bekanntlich mehr oder minder grosse Verschiedenheiten der Höhe und Form der Kurve. Die ungemein niedrige Kurve von *Melolontha* kann wohl zum Beispiel leicht ihre Ursache in zu grosser Belastung oder ungünstigen Übersetzungsverhältnissen gehabt haben.

Mit der in Fig. 6 erläuterten Versuchsanordnung wurden nun in unseren Versuchen Strecker und Beuger einer Prüfung ihrer Zuckungskurven bei Einzelreizung unterzogen. Zunächst ist zu bemerken, dass die Überlebensdauer der amputierten Beine eine ungemein grosse ist. Ohne weitere Zurichtung bleibt die Muskulatur viele Stunden vollkommen erregbar. Das ist zu einem wesentlichen Teile dem Umstande zuzuschreiben, dass der Chitinmantel des Schenkels die Vertrocknung und sonstige Schädlichkeit lange Zeit völlig abhält. Die Erregbarkeit beginnt erst zu schwinden, wenn die Vertrocknung von der Schnittfläche aus erheblich weiterschreitet. Durch Einlegen des Präparates in eine feuchte Kammer lässt sich das Unbrauchbarwerden noch viel weiter verzögern. Diese Maassnahme hat auch den weiteren Vorteil, dass an der bei der Durchschneidung einer Sehne in der Kniegelenkhaut entstandenen Öffnung nicht so rasch eine Eintrocknung der ausgetretenen Blutflüssigkeit und damit eine teilweise Ankylose des Kniegelenkes eintritt.

Es sei noch erwähnt, dass man mit einiger Übung an der medialen Fläche des Schenkels den Chitinpanzer eröffnen kann, ohne wesentliche Muskelausätze zu zerstören. (Vgl. Fig. 4 und das hierzu auf S. 290 Gesagte.) Dann lassen sich die Muskeln durch direkte Applikation von Elektroden reizen. Indessen ist die Überlebensdauer solcher Präparate recht gering, und diese Präparationsweise bietet keinen Vorteil gegenüber der oben geschilderten. Nach Eröffnung der Chitinhülle pflegt die Reizbarkeit der Muskeln nach 30—60 Minuten erloschen zu sein.

In allen unseren Versuchen betrug die Entfernung von der Drehungsachse des Kniegelenkes bis zur Schreibspitze ziemlich genau 40 mm. Da die Entfernung des Angriffspunktes der Streckersehne

vom Drehungspunkte des Hebels, wie oben erwähnt, etwa 1 mm, die entsprechende für die Beugerssehne etwa die Hälfte beträgt,

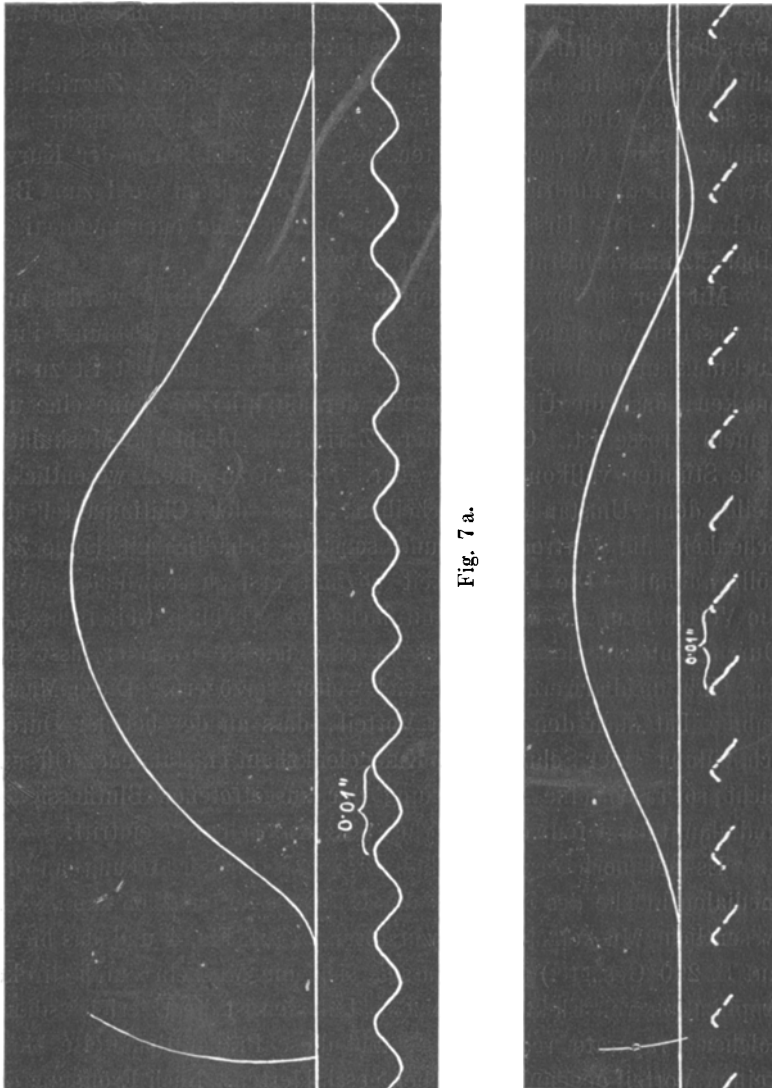


Fig. 7 a.

wurden unsere Muskelkurven des Streckers mit etwa 40 facher, jene des Beugers mit etwa 80 facher Vergrösserung verzeichnet. Die Gewichte wurden stets in gleicher Grösse und annähernd der gleichen geringen Entfernung von der Drehungsachse aufgesetzt.

Wir führen in Fig. 7 a ein Beispiel der Zuckungskurven des Streckmuskels vor. Die Zeitschreibung beträgt Hundertel Sekunden. Wie man sieht, handelt es sich um eine Kurve, welche in ihrem Aussehen der Kurve, welche man vom Froschmuskel bei der gleichen Trommelgeschwindigkeit zu sehen gewohnt ist, etwa entspricht. Vom Momente des Reizes bis zur Abhebung der Kurvenlinie von der Abzisse vergeht ein mechanisches Latenzstadium von 0,012 Sekunden. Die Zuckungsdauer beträgt 0,102 Sekunden. Die Kurvenform ist durch den oben auf S. 299 erwähnten Umstand etwas entsteht.

Fig. 7b zeigt ein Beispiel der Zuckungskurve des Beugers, unter den gleichen Bedingungen aufgenommen. Hier beträgt das mechanische

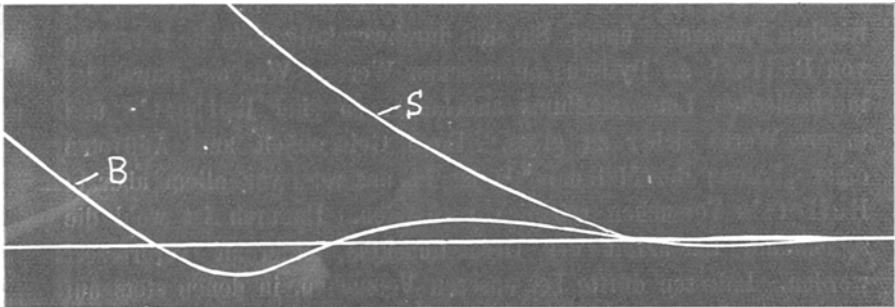


Fig. 8.

Latenzstadium 0,011 Sekunden, die Zuckungsdauer 0,083 Sekunden. Die Hubhöhe ist in der Kurve des Beugers etwa halb so gross als in der des Streckers. Hierbei ist aber der Umstand zu berücksichtigen, dass der Strecker an einem etwa doppelt so langen Hebelarme wirkt wie der Beuger, indem beide das gleiche Gewicht zu heben haben. Es zeigen also beide Muskeln annähernd die gleichen Verhältnisse an ihrer isotonischen Zuckungskurve bis auf den regelmässigen Umstand, dass die Zuckung des Beugers erheblich kürzere Zeit dauert als die des Streckers. Diesem Umstand und der relativ höheren Belastung entsprechend sind auch die „elastischen Nachschwankungen“ an der Kurve des Beugers viel besser ausgeprägt als an der des Streckers. Fig. 8 zeigt das Resultat eines eigens zu dem Zwecke, dies zu zeigen, angestellten Versuches an Beuger (B) und Strecker (S) des gleichen Tieres unter ganz gleichen Versuchsbedingungen. (Die Vergrösserung war etwas grösser als in den übrigen Versuchen.)

Es ist klar, dass es sich hier wesentlich um ein physikalisches Problem handelt. Das beim Entstehen der Beugerkurve rasch sinkende Gewicht dehnt den dünnen Beuger erheblich über seine ursprüngliche Länge aus. Dagegen ist diese Dehnung bei dem langsamer erschlaffenden Beuger, der auch einen viel grösseren Querschnitt besitzt, nur wenig ausgesprochen. Die Erscheinung ist vollkommen jener analog, welche man im Vergleiche der Zuckungskurven von Sartorius und Gastrocnemius des Frosches zu sehen gewöhnt ist. In den Kurven von Rollett ist das gleiche Verhalten an den verschieden rasch ablaufenden Zuckungskurven der verschiedenen Käfermuskeln zu sehen und auf die gleichen Umstände zurückzuführen.

Die an den Kurvenbeispielen erhobenen Zeitwerte für das mechanische Latenzstadium und die Zuckungsdauer entsprechen durchaus jenen, welche man bei oftmaliger Wiederholung der Versuche an frischen Präparaten findet. Sie sind durchweg kürzer als die kürzesten von Rollett an *Dytiscus* gemessenen Werte. Was die Dauer des mechanischen Latenzstadiums anbelangt, so sind Rollett's und unsere Werte sicher zu gross. Denn Gelegenheit zum Auftreten einer „Latenz der Methodik“¹⁾ ist in unseren, vor allem aber in Rollett's Versuchen reichlich vorhanden. Dadurch ist wohl die sogenannte Latenzzeit des Gesamtmuskels fehlerhaft vergrössert worden. Indessen dürfte bei unseren Versuchen, in denen stets auf eine genügende Anfangsspannung der Muskeln Wert gelegt wurde, und bei welchen der einzige Hebel, die Schiene, recht starr und unnachgiebig war, der in der Methodik gelegene Fehler sehr gering gewesen sein. Immerhin ist unser Wert für die mechanische Latenzzeit an *Locusta* wesentlich kleiner als bei Rollett an *Dytiscus*.

Auch unsere Werte für die Zuckungsdauer sind weit geringer. Die Muskeln des Sprungbeines von *Locusta* sind also noch flinker als die funktionell nahestehenden Schenkelbeuger und -strecker von *Dytiscus*. Das nächste Objekt in der Reihe der abnehmenden Zuckungsgeschwindigkeit dürften die Flügelmuskeln der Insekten bilden, vor allem jener mit langsamem Flügelschlage. Aus der geringen Zahl der mir diesbezüglich zur Verfügung stehenden Kurven setze ich in Fig. 9 eine Zuckungskurve bei Einzelreizung eines Flügelmuskels von *Aeschna cyanea*, der grossen blauen Libelle, ein.

1) A. Durig, Über die elektromotorischen Wirkungen des wasserarmen Muskels. Pflüger's Arch. Bd. 97 S. 457. 1903.

Solche Kurven gewinnt man derart, dass man bei möglichst grossen Exemplaren einen Flügel (am besten einen vorderen) derart zuschneidet, dass durch einen Längsschnitt die kaudale Flügelhälfte abgetrennt wird, um den Luftwiderstand zu verkleinern. Auf diese Weise erhält man einen Flügelstreifen, welcher durch die Hauptadern genügend versteift ist, um eine feine Schreibspitze aus steifem Seidenpapier zu tragen und seine Exkursionen auf der berussten Trommel zu verzeichnen. Die geringe Menge Klebmasse, mit welcher die Schreibspitze befestigt ist, genügt als Belastung. Nun öffnet man genau durch einen Sagittalschnitt den Thorax des Tieres, wodurch die den ganzen Thorax durchsetzenden Flügelmuskeln ohne weiteres freiliegen. Man sticht nun am Rande des Abduktor oder des Flexor des Vorderflügels¹⁾, ohne den Muskel weiter zu verletzen, zwei sehr feine, mit Drähten armierte Nadeln ein, welche zugleich das ganze Präparat (Kopf und Hinterleib abgeschnitten) auf einer Korkplatte festhalten.

Fig. 9 (von rechts nach links zu lesen) zeigt das Resultat einer Reizung des Präparates mit einem einzelnen Induktionsschlage. Das mechanische Latenzstadium beträgethier etwa 0,015 Sekunden²⁾,

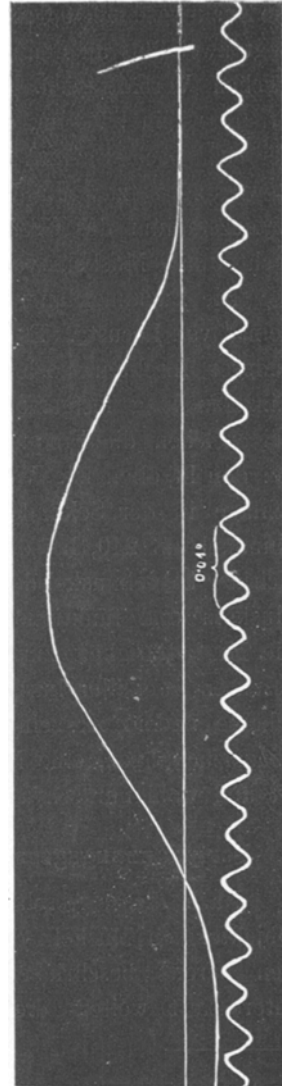


Fig. 9.

1) Die Anatomie dieser Muskeln, auf welche wir hier nicht eingehen können, ist zum Beispiel bei Kolbe, a. a. O. S. 367 genauer beschrieben.

2) Die Zeitschreibung in allen diesen Versuchen erfolgte mit Ausnahme jener, bei welchen die Verwendung des Jaquet'schen Chronographen genügte, durch Registrierung des Phasenwechsels des Wechselstromes aus dem Prager elektrischen Starkstromnetze, mittels eines feinen elektromagnetischen Markierers unter Vorschaltung entsprechender Widerstände. Eigens angestellte Vergleichsversuche mit Stimmgabeln haben ergeben, dass dieser Phasenwechsel sehr genau

die Zuckungsdauer 0,076 Sekunden. Ersteres ist auffallend gross. Das liegt zweifellos an den gerade hierfür ungemein ungünstigen mechanischen Verhältnissen. Der Vergrösserungshebel, das Flügelstück, ist ein wenig biegsam, es muss daher erhebliche Zeit verloren gehen, bis sich nach Beginn der Muskelkontraktion die Schreibspitze in Bewegung setzt. In Wirklichkeit ist sicherlich das mechanische Latenzstadium des Gesamtmuskels viel kleiner, zumal es sich um recht kurze Muskeln von erheblichem Querschnitt handelt.

Die Zuckungsdauer ist noch kleiner als am Beuger des Sprungbeines von *Locusta*. Es ist zu vermuten, dass an den Flügelmuskeln anderer Insekten noch weit geringere Werte für die Dauer der Einzelzuckung festgestellt werden können. Vermutlich bei jenen, bei welchen die Frequenz des Flügelschlages eine viel grössere als bei den Libellen ist. Während nach Marey¹⁾ die Libelle 28 Flügelschläge in der Sekunde ausführt, steigt die Zahl derselben bei der Hummel auf 240, bei der Stubenfliege gar auf 330. Übrigens verhält sich der Flügelmuskel der Insekten histologisch anders als die anderen Muskeln und funktionell wahrscheinlich ebenfalls. Denn während die Muskeltätigkeit zum Beispiel bei der Bewegung der Beine der Insekten zweifellos kurze Tetani darstellen, scheint das beim Flügelschlage anders zu sein. Hier handelt es sich möglicherweise um Einzelzuckungen, eine Möglichkeit, welche allerdings nicht erwiesen ist und wohl nur schwer erweisbar sein dürfte.

Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel.

Nach dieser Abschweifung kehren wir nun wieder zu unserem Objekte, den Muskeln der Sprungbeine von *Locusta*, zurück. Neben den bereits beschriebenen Erscheinungen bei der Einzelzuckung interessiert weiters die Frage nach der Geschwindigkeit der Er-

in der Zeit verläuft und von den gelegentlich vorkommenden geringen Änderungen der Stromspannung ganz unabhängig ist. Fehler konnten erst in der dritten Dezimale (0,00001 Sekunde) nachgewiesen werden, übersteigen also nicht einen für unsere Versuche zu vernachlässigenden Wert. — In Fig. 9 sowie in den Fig. 12 und 15 ist das Resultat dieser Zeitschreibung insofern verunstaltet, als durch einen Fehler in der Justierung des Markierers der Schreibhebel desselben störende Eigenschwingungen vollführte, welche in Fig. 9 besonders gross sind.

1) E. J. Marey, *Mémoire sur le vol des insectes et des oiseaux*. Ann. Scienc. natur. 5. sér. (Zool.) t. 12 p. 49. 1869. (Diese Veröffentlichung konnte ich nicht selbst einsehen.)

regungsleitung in der Muskelsubstanz. Darüber gibt es vorläufig an Insektenmuskeln keine Untersuchungen. In Anbetracht des Umstandes, dass die Muskelfasern des Beugers der Schiene nahezu parallel zur Längsachse dieses dünnen Muskels verlaufen und eine Länge von 8—10 mm erreichen, wurde versucht, eine direkte Bestimmung der Geschwindigkeit der Erregungsleitung an diesem Objekt vorzunehmen. Wenn diese Versuche auch von vornherein nicht als technisch ganz einwandfrei bezeichnet werden können, so entspricht das Resultat doch so ziemlich den zu erwartenden Verhältnissen, so dass die Versuchsanordnung der Mitteilung wert erscheint.

Fig. 10 zeigt dieselbe im Schema (linkes Sprungbein von aussen). Das ganze Sprungbein (mit Schenkelring und Hüfte) wurde amputiert

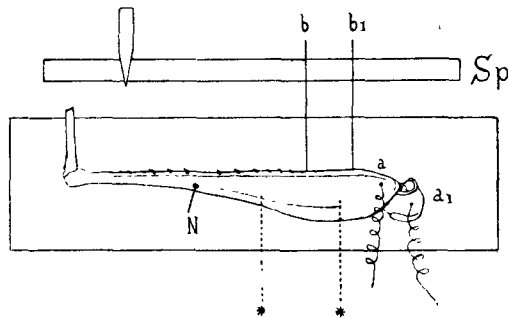


Fig. 10.

und zunächst mit einer starken Nadel (*N*) auf einem passend zugeschnittenen Kork, der in einem Stativ befestigt war, so angeheftet, dass die Nadel durch die Streckerseite des Schenkels durchgestossen wurde und der Schenkel horizontal stand. Die Schiene war kurz abgeschnitten. Nun wurden zwei feine, mit Drähten armierte Nadeln durch das Bein in den Kork gestossen, so dass die eine (*a*₁) durch die Hüfte, die andere (*a*) in der Gegend des proximalsten Ursprunges des Beugemuskels der Schiene eingestochen wurde. Eine Reizung durch einzelnen Induktionsschlag verursachte eine Einzelzuckung des Beugers. Nun wurden in die Rinne des Chitinpfieilers, welcher dem Schenkel die Hauptstütze gibt (vgl. Fig. 3 und das auf S. 289 hierüber Gesagte), in der aus der Fig. 10 ersichtlichen Weise zwei sehr dünne, lange und spitze Nadeln (*b* und *b*₁) parallel zueinander, im gegenseitigen Abstände von genau 6 mm, durch die Chitinhülle bis eben in den darunter ziehenden Beuger

eingestochen. Bei neuerlicher Reizung des Muskels bewegten sich beide Nadeln hauptsächlich in der von ihnen gegebenen Ebene in der Richtung zum Kniegelenk. Dabei diente die Stelle des Durchstiches durch den Chitinpanzer als Hypomochlion des durch eine jede Nadel gebildeten zweiarmigen Hebels. Die ganze Anordnung wurde nun derart vor den photographischen Registrierapparat gebracht, dass die oberen Nadelenden zwei Stellen des Spaltes (*Sp*) bedeckten. So konnten also die Bewegungen der Nadeln und zugleich die Bewegungen des Hebels des zeitmessenden Apparates auf dem bewegten Film registriert werden. Die Registrierung ergab bei Einzelreizung des Muskels den Beginn der Bewegung beider Nadeln zur gleichen Zeit, und zwar bei schwelennaher und übermaximaler Reizung. Es bestand nun die Hoffnung, am entnervten Muskel bei direkter Reizung einen zeitlichen Unterschied im Beginne der Bewegungen der beiden Nadeln als Ausdruck der für die Erregungsleitung verfließenden Zeit feststellen und messen zu können. Hier ist der Einwand zu stellen, dass die distal eingestochene Nadel schon durch die am proximalen Muskelende beginnende Kontraktion passiv gleichzeitig bewegt werden könnte. Tatsächlich ist dieser Einwand nicht abzuweisen, indessen stellt es sich bei Anstellung solcher Versuche heraus, dass die Resultate dafür sprechen, dass die erwähnte Fehlerquelle keine bemerkliche Rolle spielt.

Zunächst ist über die Entnervung ein Wort zu sagen. Das einfachste Mittel scheint das Curare. Indessen hat Rollett¹⁾ gefunden, dass das Curare bei Käfern seinen Dienst versagte. Es gelang ihm nämlich auf keine Weise, die Tiere für seine Versuche durch Curare vollkommen zu immobilisieren. Die recht zahlreichen Mitteilungen von Forschern aus älterer Zeit über Curarewirkung an Wirbellosen sind einander recht widersprechend und nicht sehr klar. In manchen Fällen wurden aber bestimmte, der Wirkung des Giftes auf die Wirbeltiere analoge Erfolge erzielt. So wären besonders die auch methodisch sehr interessanten Versuche von Krukenberg²⁾ an *Hirudo* und besonders an den Raupen von *Sphinx euphorbiae* zu erwähnen, welche beweisen, dass auch bei Wirbellosen nervöse

1) Denkschr. Bd. 53 S. 202. Zit. auf S. 299.

2) Fr. W. Krukenberg, Vergleichend-toxikologische Untersuchungen. Vergl.-physiol. Studien I. Abt. d. 1. Reihe S. 77 (110). Heidelberg 1880. — Fr. W. Krukenberg, Die Curarewirkung an den Raupen von *Sphinx euphorbiae* Vergl.-physiol. Studien I. Abt. d. 1. Reihe S. 156. Heidelberg 1880.

Apparate an der Peripherie durch das Curare gelähmt bzw. ihrer Einwirkung auf die Muskulatur beraubt werden. Diese Versuche bestanden im Wesentlichen in Analogie zu dem bekannten Claude Bernard'schen Versuche der Unterbindung der Art. iliaca beim Frosche in der Unterbrechung der Säfte- und Blutbewegung im Blutegel und in der Raupe durch zwei, den ganzen Körper einschnürende Ligaturen, welche das Tier in drei gleich grosse Abschnitte zerlegten, die aber miteinander in nervöser Verbindung blieben. Curareinjektion in das Mittelstück immobilisierte dessen Muskeln, machte sie für indirekte, nicht aber für direkte Reizung unempfindlich, liess aber die nervösen Funktionen des Mittelstückes, geprüft an dem Verhalten der Aussenstücke, intakt.

An unserem Objekte ist das Curare wirksam. Einige Tropfen einer 0,25 %igen Lösung von Curarin. sulfur. mit der Spritze an

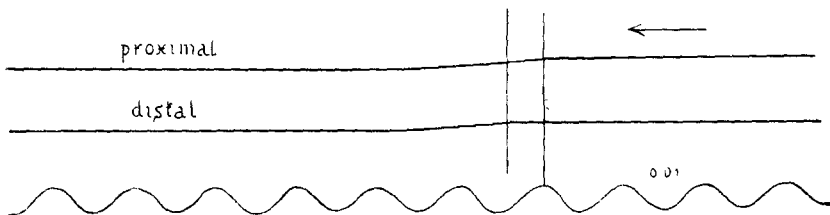


Fig. 11.

beliebiger Stelle, am besten in den Thorax injiziert, verursachen binnen wenigen Minuten bei völlig erhaltener direkter Muskeleerregbarkeit komplette Lähmung des Tieres. Auch hier liesse sich vermutlich ganz gut ein dem Claude Bernard'schen ähnlicher Versuch ausführen, welcher die periphere Nervenlähmung direkt erweist. Damit habe ich mich, vor Allem wegen des Mangels an Material, nicht weiter beschäftigt. Indessen sprechen die Resultate unserer Versuche selbst für eine periphere Lähmung bzw. für Aufhebung ihrer Wirkung auf die Muskulatur.

Wir führen in Fig. 11 das Resultat vor, welches man erhält, wenn man den oben beschriebenen Versuch am curarisierten Beine vornimmt. Dabei wird die Reizstärke zweckmässig schwelennahe gewählt. Dann beginnt die Bewegung nicht, wie früher, an beiden eingestochenen Nadeln zu gleicher Zeit, sondern an der, der Reizstelle näher gelegenen, proximal eingestochenen Nadel früher. Die Originalfilme eignen sich leider wegen ihrer zu grossen Zartheit der

Details nicht zur Reproduktion. Daher erläutern wir das Versuchsergebnis an einer an der Hand eines Originals angefertigten Zeichnung (Fig. 11). Die Zeitschreibung verzeichnete 0,01 Sekunden. Die zeitliche Differenz zwischen den beiden Abhebungspunkten der Nadelkurven betrug nahezu 0,004 Sekunden. Da die Distanz der die Nadeln bewegenden Punkte des Muskels genau 6 mm betrug, so ergibt die Berechnung eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle von etwa 1,5 m in der Sekunde.

Dieser Wert ist im Verhältnis zu den am Frosche und an den Muskeln der Wirbeltiere erhobenen Werten¹⁾ sehr klein. Jedoch stimmt dieser Befund mit der von Rollett²⁾ geäußerten Vermutung überein, dass es sehr wahrscheinlich sei, dass bei den Insektenmuskeln auch die längsten Erregungswellen und damit auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung weit hinter jenen der Vertebraten zurückbleiben. Diese Vermutung steht bei Rollett im Zusammenhang mit zwei von ihm und anderen³⁾ genauer beobachteten Tatsachen. Man beobachtet an Insektenmuskeln (Käfer, Corethralarven) in normalem Zustande unter dem Mikroskop Kontraktionswellen der verschiedensten Länge und Fortpflanzungsgeschwindigkeit. Sie sind alle relativ sehr kurz (bis zu 0,08 mm) und pflanzen sich mit sehr geringer Geschwindigkeit fort (bis zu 0,08 mm-Sekundengeschwindigkeit). Weiters besteht eine vielfache Verknüpfung der einzelnen Muskelfasern mit den Nerven. Die Fasern der Insektenmuskeln besitzen auffallend viele Nervenbügel (bis zu neun Bügel auf einer Strecke von 1 mm). Hierin sieht Rollett eine Einrichtung, die geeignet wäre, bei der Erregung vom Nerven aus auch bei verhältnismässig kurzen Wellen von geringer Fortpflanzungsgeschwindigkeit doch eine „rasche Summierung“ derselben zur Kontraktion zu bewirken.

1) Eine Reihe von Zahlen, welche für das gleiche Objekt oft sehr verschieden lauten, aber durchwegs weit grösser sind als unser Wert, findet man zum Beispiel in Biedermann's Elektrophysiologie I. Abt. S. 123. Jena 1895, oder in Nagel's Handb. d. Physiol. Bd. 4 S. 444. 1907 zusammengestellt.

2) A. Rollett, Untersuchungen über die Kontraktion und Doppelbrechung der quergestreiften Muskelfasern. Denkschr. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-naturw. Klasse Bd. 58 S. 41. 1891. — A. Rollett, Über Wellenbewegung in den Muskeln. Biol. Zentralbl. Bd. 11 S. 180. 1891.

3) Siehe auch: K. Hürthle, Über die Struktur der quergestreiften Muskelfasern von *Hydrophilus* im ruhenden und tätigen Zustand. Pflüger's Arch. Bd. 126 S. 1. 1909. — Dasselbst auf S. 45 eine Tabelle über Fortpflanzungsgeschwindigkeiten dieser Kontraktionswellen bei *Hydrophilus* (0,08—0,13 mm/sec).

Wie immer dem auch sei, die Vermutung, dass auch die längsten Erregungswellen und damit ihre Fortpflanzungsgeschwindigkeit bei den Insektenmuskeln verhältnismässig klein seien, scheint sich im Experimente mit direkter Reizung zu bestätigen. Weitere Versuche an anderen, ebenfalls geeigneten Objekten werden dazu beitragen, die Sache weiter zu erhärten.

Wirkung von Änderungen der Temperatur auf die Zuckungskurve.

Wir gelangen nun zur Besprechung weiterer Versuche an unseren Muskeln bei direkter Reizung, welche zum Zwecke hatten, die Einwirkung verschiedener Temperaturen auf die Zuckungskurve zu studieren. Die Änderung der Temperatur unseres Objektes während des Experimentes gelang nicht leicht. Einen eigenen Apparat, ähnlich jenem zu bauen, welchen man für den Froschmuskel benutzt, verbot der Umstand, dass die zur Verfügung stehenden Tiere rasch verbraucht werden mussten. Nach verschiedenen missglückten Improvisationen stellte es sich als das Beste heraus, auf Genauigkeit der Temperaturabstufungen zu verzichten und ohne besonderen Apparat zu arbeiten. Es wurde also die Erhöhung der Temperatur in der Weise vorgenommen, dass das zum Versuche völlig vorbereitete Präparat nach Verzeichnung einer isotonischen Zuckungskurve durch Anblasen mit der warmen Luft einer Heissluftdusche („Föhn“) in toto erwärmt wurde. Durch verschiedene Dauer des Anblasens wurde eine genügende Abstufung der Erwärmung erzielt bzw. wurden im Laufe der langsam erfolgenden Temperaturzunahme weitere Zuckungskurven registriert. Auf solche Weise liess sich schliesslich vollkommene Wärmestarre der Muskeln erreichen. Die Abkühlung des Präparates erfolgte durch Berieselung mit kaltem Wasser, wobei mit der Registrierung in der gleichen Weise vorgegangen wurde. Beiderlei Prozeduren änderten Nichts an der sonstigen Anordnung des Versuches.

Die Resultate waren konstant und zeigten für Strecker und Beuger merkwürdigerweise ein verschiedenes Resultat.

In Fig. 12 ist eine Schar von sieben isotonischen Zuckungskurven des Streckers vorgeführt. Der Versuch begann mit der Verzeichnung der Zuckung bei Zimmertemperatur. Es war ein kalter Tag (1. September), und die Temperatur im Laboratorium betrug 17° C. Die so gewonnene Kurve ist mit 17° bezeichnet. Nun

folgte die Erwärmung durch warme Luft. In gemessenen Zwischenräumen entstanden nun bei immer steigender Temperatur drei weitere Kurven, deren Hubhöhe immer mehr zu-, deren Zuckungsdauer und

Latenzstadium abnahm. Nun wurde eine Pause von einiger Zeit eingeschaltet und sodann das Präparat mit kaltem Wasser berrieselt. Weitere drei Zuckungen zeigten ein zunehmendes Ansteigen der Zuckungshöhe, Zunahme der Latenzzeit und der Zuckungsdauer. Dabei wurde aber die Hubhöhe, welche bei Zimmertemperatur aufgetreten war, nicht erreicht. Eine weitergehende Abkühlung war nicht möglich, da Eis nicht zu beschaffen war. Wir setzen die aus der Kurve gemessenen Werte in eine Tabelle, wobei zu bemerken ist, dass die hier dargestellten Erscheinungen regelmässige Befunde am Strecker darstellen. Es gelingt sogar öfters, durch langdauernde Abkühlung bei Zunahme der Latenzzeit und der Zuckungsdauer die Hubhöhe über das bei Zimmertemperatur erreichte Maass hinaus zu steigern.

Aus der Tabelle (S. 313), welche mit abnehmender Temperatur fortschreitet, geht die regelmässige Abhängigkeit der Elemente der Einzelzuckung von der Temperatur ohne weiteres

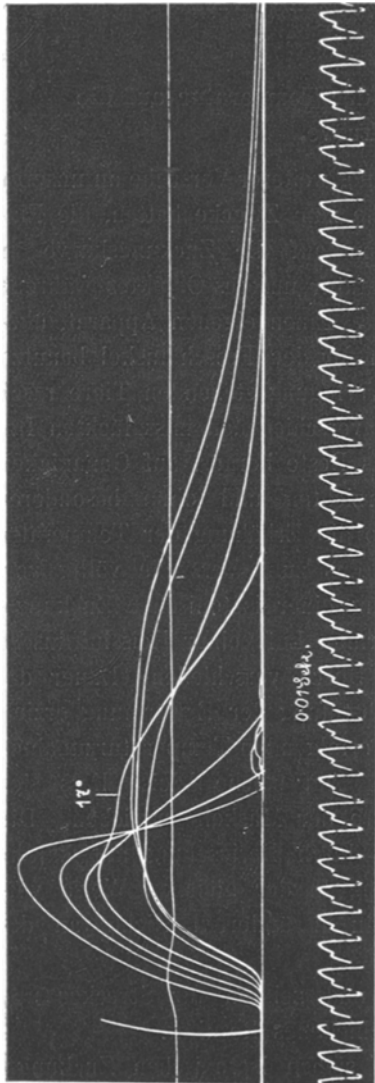


Fig. 12.

hervor. Schon die Zuckung bei Zimmertemperatur (17° C.) dauert länger und hat eine etwas längere Latenzzeit als die oben erwähnten Einzelzuckungen des Streckers. Denn es gab in den Tagen dieser Ver-

suche kühlere Witterung als die ganze Zeit vorher. Bei zunehmender Erwärmung steigt die Hubhöhe ausnahmslos. Bei Abkühlung unter Zimmertemperatur nimmt sie zunächst ab, steigt aber bei weiterer Abkühlung wieder an. Gelegentlich übertrifft sie wieder, wie oben erwähnt, die Hubhöhe bei Zimmertemperatur. Die Zuckungsdauer wird bei Erwärmung immer kürzer, ebenso die Latenzzeit. Bei Abkühlung erreicht die Zuckungsdauer, während die Latenzzeit nur mehr wenig oder gar nicht mehr zunimmt, ungemein hohe Werte, so dass sich der Zuckungsverlauf bequem durch Zusehen verfolgen lässt, zumal die Zuckungen in diesem Stadium öfters sehr hoch sind.

Hubhöhe mm	Zuckungsdauer Sekunden	Latenzzeit Sekunden	
32,0	0,080	0,007	} bei steigender Temperatur
26,8	0,085	0,009	
23,5	0,103	0,011	
21,5	0,158	0,013	bei 17° C.
15,5	0,251	0,014	} bei fallender Temperatur
16,9	über 0,4	0,015	
17,4	über 0,4	0,015	

In der in Fig. 12 reproduzierten Kurvenschar bemerkt man nun noch eine bisher nicht erörterte Zuckungskurve, welche von einer weit höher gelegenen Abszisse ihren Ursprung nimmt und mit sehr geringer Hubhöhe und Zuckungsdauer verläuft. Sie entspricht einer Reizung zur Zeit einer bereits teilweise eingetretenen Wärmestarre des Muskels. Man ersieht daraus, dass auch in diesem Zustande der Insektenmuskel noch reizbar ist, wenn auch der Reizerfolg nur gering ausfällt. Derartige Erscheinungen, welche man ebenfalls öfters beobachten kann, sind dadurch charakterisiert, dass der Zustand des Muskels noch reparabel ist. Abkühlung bewirkt ein Zurückgehen der Kontraktur und weiteres normales Verhalten des Muskels.

Das Verhalten des Beugers bei Veränderung der Temperatur ist ein typisch anderes.

Wir bringen zunächst in Fig. 13 eine Schar von sechs Kurven, deren höchste bei Zimmertemperatur (17° C.) gewonnen wurde. Weitere Temperaturerhöhung hatte sofort eine Verminderung der Zuckungshöhe und eine Verringerung der Zuckungsdauer zur Folge, Erscheinungen, welche sich im Laufe weiterer Erwärmung noch

steigerten. Auch die Dauer des Latenzstadiums nahm ab. Die Zuckungsdauer, welche bei Zimmertemperatur (Zeitmessung wie in Fig. 12) 0,093 Sekunden betrug, verkürzte sich bis zu 0,058 Sekunden, während die Hubhöhe auf weniger als die Hälfte sank. Bei Abkühlung des Muskels stiegen wiederum Zuckungshöhe und -dauer an, das Latenzstadium nahm zu (Fig. 14). Es stellte sich also am Beuger das unerwartete Verhalten heraus, dass die Dauer der Zuckung zwar ebenso wie beim Strecker mit zunehmender Temperatur abnahm, die Höhe aber jede Steigerung von 17° C. an vermissen liess.

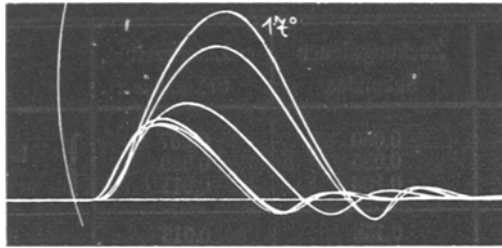


Fig. 13.

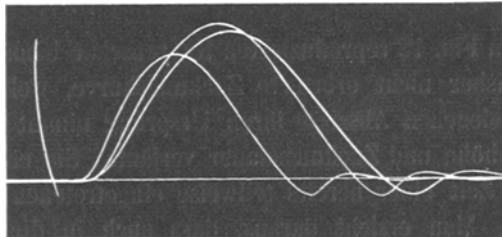


Fig. 14.

Dieses Resultat am Beuger war in allen Versuchen konstant. Wir bringen in Fig. 15 das Resultat eines weiteren solchen Versuches, der auch die Wirkung der Abkühlung erkennen lässt. Kurve 1 wurde bei Zimmertemperatur geschrieben. Sodann wurde der Beuger erwärmt und nach einiger Zeit die Kurve 2 verzeichnet, welche dem oben Erwähnten vollkommen entspricht. Nun folgte die Abkühlung. In gemessenen Abständen wurden die zwischen 2 und 1 gelegenen Kurven mit immer mehr wachsenden Hubhöhen und Zuckungsdauern verzeichnet, bis schliesslich nach längerer Dauer der Abkühlung in den Kurven 7 und 8 eine längere Zuckungsdauer, aber auch eine wesentlich grössere Hubhöhe verzeichnet wurde als bei Zimmer-

temperatur. Es lässt sich also sagen, dass die Elemente der Einzelsuckung beim Bøuger mit wachsender Temperatur ab- und mit sinkender zunehmen.

In Anbetracht des unerwarteten Resultates bringen wir noch ein weiteres Beispiel.

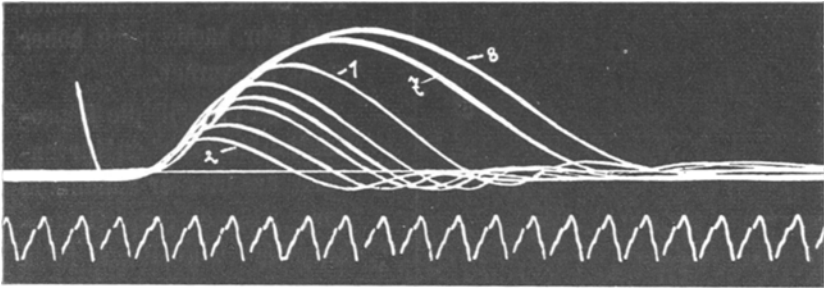


Fig. 15.

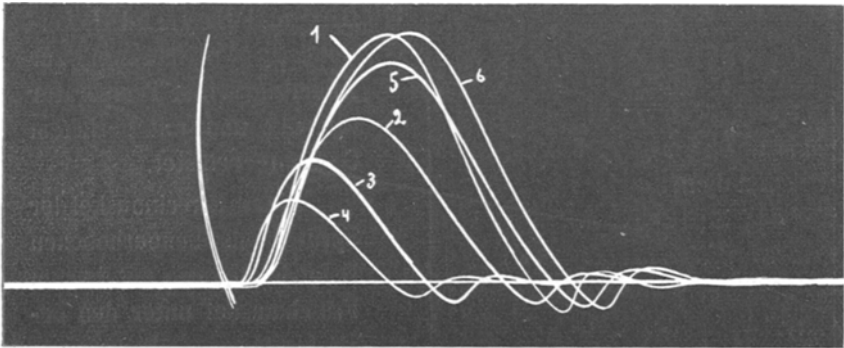


Fig. 16.

In Fig. 16 stellt die mit 1 bezeichnete Kurve die Zuckung bei Zimmertemperatur dar. 2, 3 und 4 sind die Zuckungskurven bei wachsender Temperatur. Nach Abkühlung mit kaltem Wasser wurden die Kurven 5 und 6 verzeichnet. Es ist wiederum zu ersehen, dass Zuckungshöhe und -dauer mit steigender Temperatur ab-, mit sinkender zunehmen. Ebenso verhält sich das Latenzstadium.

Am Froschmuskel sind bekanntlich die Veränderungen der Form der Zuckungskurve bei wechselnder Temperatur vielfach studiert worden. Eine Übereinstimmung in den Resultaten verschiedener Autoren ist nicht zu finden. Indessen ist es wohl allgemein bekannt

und jederzeit leicht zu erweisen, dass der Froschmuskel, wenn man ihn nicht übermässig belastet, bei Temperatursteigerungen von 19

bis 30° C. höhere und kürzere Zuckungskurven liefert, als bei 19° C., und dass der Muskel bei Abkühlung unter 19° C. stets viel langsamer und sehr häufig auch höher zuckt als vorher.

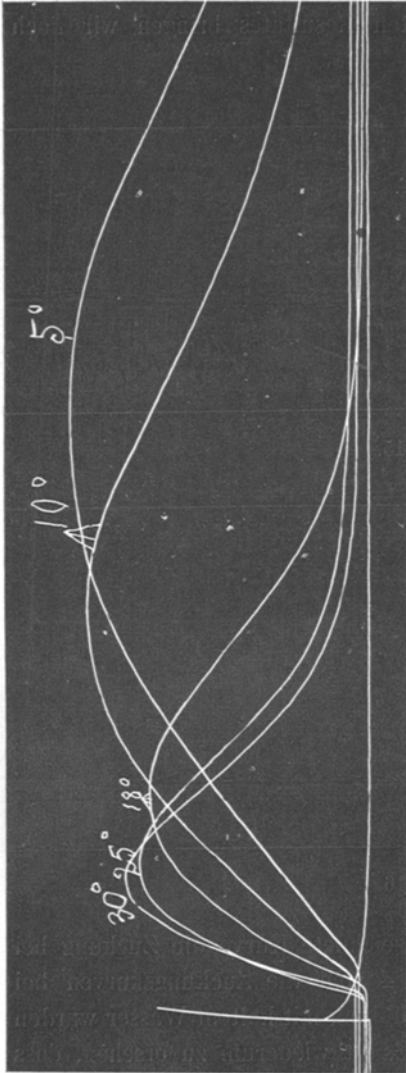


Fig. 17.

Fig. 17 stellt die Reproduktion einer solchen Kurvenschar aus unserer Sammlung dar, welche vom Gastrocnemius von *Rana fusca* bei verschiedenen Temperaturen gewonnen ist. Der Muskel war in die von Gad und Heymans¹⁾ verwendete Vorrichtung zur Änderung seiner Temperatur versenkt und mit geringem Gewichte belastet.

Die am Streckmuskel der Sprungbeinschiene erhobenen Befunde stimmen mit den am Froschmuskel unter den geschilderten Verhältnissen registrierten Kurven überein, bis auf die beim Frosche häufige Erscheinung, dass bei starker Abkühlung die Zuckungshöhe wächst. Allerdings haben in unseren Versuchen derart starke Ab-

kühlungen des Muskels (5° C. und weniger) nicht stattfinden können. Der Beugemuskel der Schiene verhält sich konstant anders. Inner-

1) Siehe Näheres und Literatur bei Biedermann, a. a. O. S. 82 und in Nagel's Handb. a. a. O. S. 458.

halb der bisher untersuchten Grenzen der Temperaturänderungen wird mit zunehmender Temperatur Zuckungshöhe und -dauer immer kleiner, mit abnehmender Temperatur grösser. Das Latenzstadium wächst in allen drei Fällen mit abnehmender Temperatur. Diese Versuche können nicht als abgeschlossen gelten. Es wird doch nötig sein, mittels eines geeigneten Apparates unter Kontrolle der erreichten Temperaturhöhen erweiterte Versuche anzustellen, um die Differenz im Verhalten von Strecker und Beuger und deren Ursache genauer zu ergründen. Dabei den Froschmuskel unter verschiedenen Bedingungen mit einzubeziehen, wird im Hinblick auf die einander widersprechenden Detailangaben verschiedener Untersucher nicht unzweckmässig sein.

Einzelzuckung bei indirekter Reizung. Latenzzeit der Endplatte.

Die Auslösung von Zuckungskurven an unserem Objekte ist nicht nur bei direkter Reizung durch das Einstecken von Nadeln in die Muskelsubstanz, sondern auch bei Reizung der den Beuger und Strecker motorisch versorgenden Nerven möglich. Allerdings ist es kaum möglich, die zu unseren Muskeln ziehenden motorischen Nerven gesondert zu präparieren, ohne ihre Funktionsfähigkeit zu schädigen. Eine solche Präparation ist aber auch gar nicht nötig. Denn man kann die Nerven ganz bequem in situ reizen und die Kontraktion der Muskeln dabei registrieren. Auch ist es gar nicht nötig, die sehr zarten und leicht verletzlichen Nerven ganz zu entblößen. Man eröffnet durch einen genauen Längsschnitt in der Mittellinie des Rückens den Thorax, zieht die Wundränder auseinander und räumt vorsichtig die Eingeweide aus. Sodann schiebt man von der inneren ventralen Leibeswand den Fettkörper beiseite, worauf die im Thorax liegenden Muskeln, die das Bein bewegen, sichtbar werden. Versenkt man zwischen diese feine Nadelelektroden, so kann man ganz schonend die zur Innenmuskulatur des Beines ziehenden Nerven reizen. Hat man das Präparat in der Art mit Nadeln auf Kork festgesteckt, dass ein Sprungbein die in Fig. 6a skizzierte Stellung einnimmt, so lässt sich nach Durchschneidung der Beugersehne die indirekte ausgelöste Einzelzuckung des Streckers leicht registrieren. Spontane Bewegungen erhält man, von den Ganglienknoten ausgelöst, nur in der ersten Zeit. Sie verschwinden binnen kurzem, offenbar infolge Absterbens der zelligen Nervenelemente.

Die Reizstärke, welche hier angewendet werden muss, ist verhältnismässig gering, so dass trotz der geringen Entfernung von den Oberschenkelmuskeln (10—15 mm) Stromschleifen auf diese nicht zu befürchten sind. Sie lassen sich übrigens durch Kontrollversuche leicht ausschliessen, welche darin bestehen, dass man mit scharfem Messer in der Hüfte durchschneidet, ohne den Kontakt an den Schnittstellen aufzuheben. Dann ist die Reizung im Thorax wirkungslos.

Der Erfolg der indirekten Reizung ist der gleiche wie bei der direkten, nur folgt die Zuckung dem Momente des Reizes später. Die Ursache ist auch an unserem Objekte darin gelegen, dass —

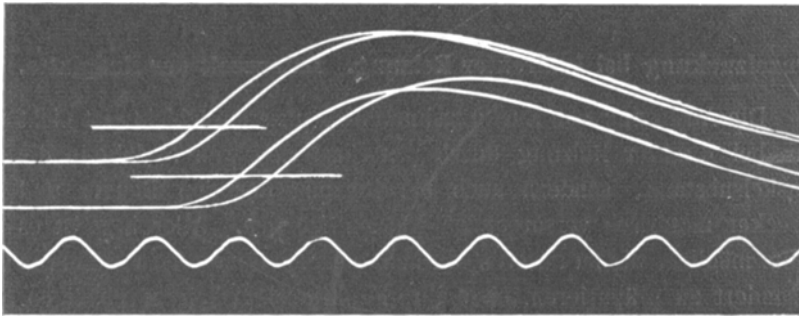


Fig. 18.

abgesehen von dem Zeitverluste für Nervenleitung — die Übertragung der Erregung vom Nervenende auf den Muskel sehr erhebliche Zeit beansprucht.

Das Resultat eines solchen, direkt auf diesen Umstand gerichteten Versuches ist in Fig. 18 zu sehen. Es wurde nach dem Helmholtz'schen Verfahren die Zeit bestimmt, welche zwischen dem Beginn zweier Zuckungen vergeht, von denen die eine direkt am Muskel, die andere am Nerven unweit des Muskels ausgelöst wurde. Auf solche Weise bestimmte bekanntlich Bernstein am Froschmuskel die Übertragungszeit mit etwa 0,003 Sekunden. Ein Erfordernis für die richtige Ausmessung dieser zeitlichen Differenz in derartigen Kurven liegt in der vollkommenen Kongruenz beider Kurvenlinien. Leider ist es in unseren Versuchen in keinem Falle gelungen, eine solche vollkommen zu erzielen. Während in den beiden in der Fig. 18 vorgeführten Fällen die fragliche Zeit mit 0,0036 bzw. 0,0040 Sekunden gemessen wird, beträgt sie in anderen

derartigen Versuchen etwas geringere Werte. Eine Berechnung der Mittelzahl ergibt einen Wert von 0,0035 Sekunden als zeitlichen Betrag, um welchen sich die Muskelzuckung (Strecker) bei indirekter Reizung gegen jene bei direkter Reizung verspätet. Von dieser Zahl wäre nun, um die Übertragungszeit zu erhalten, noch der Betrag für die Leitungszeit in dem kurzen Nervenstücke abzuziehen, welches sich zwischen Elektroden und Muskel befindet. Diese Zeit fällt kaum wesentlich ins Gewicht. Über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Insektennerven ist nichts bekannt. Aber angenommen, die Erregung pflanzte sich im markhaltigen¹⁾ Nerven der Insekten mit der gleichen Geschwindigkeit fort wie beim Frosche, so käme eine Sekundenzahl in der fünften Dezimale in Abzug. Und selbst für den Fall, dass man viel geringere Fortpflanzungsgeschwindigkeiten, etwa wie man sie an den marklosen Nerven von Wirbellosen festgestellt hat, annehmen wollte, ergibt sich kein ins Gewicht fallender Abzug. Man kann also für die Übertragungszeit der Erregung vom Nerven auf den Muskel bei Insekten ebenso wie beim Frosche etwa 0,003 Sekunden feststellen.

Superposition.

Eine Reihe von Versuchen mit doppelter direkter Reizung wurde an unseren Muskeln zu dem Zwecke durchgeführt, um deren Fähigkeit, Zuckungen zu superponieren, zu prüfen. Dabei wurde in der bekannten Weise vorgegangen, welche im wesentlichen darin besteht, dass man mittels zweier entsprechend angeordneter Kontaktschlüssel rasch hintereinander, aber in regulierbaren Intervallen, maximale Reize auf das Präparat wirken lässt. Die Schlüssel werden automatisch von der bewegten Schreibfläche selbst bedient. Die Fähigkeit, Zuckungen zu superponieren, ist bei unseren Muskeln besonders gut ausgesprochen; der Beuger scheint hierin den Strecker noch zu übertreffen.

Ein Beispiel so gewonnener Kurven ist in Fig. 19 (auf die Hälfte verkleinert) zu sehen. Es handelt sich um den Beuger der Schiene, dessen erster Reizung eine zweite, einmal etwa zur Zeit des Gipfels der Zuckung (obere Kurve), das andere Mal bald nach Zuckungs-

1) Über die Anatomie und Histologie des Nervensystems bei den Insekten. Siehe Kolbe, a. a. O. S. 420.

Pflüger's Archiv für Physiologie. Bd. 165.

beginn hinzugefügt wurde. Die durch die Superposition der Zuckungen erreichten Hubhöhen sind ausserordentlich gross. Im ersten Falle beträgt die Höhe der summierten Zuckung mehr als das Doppelte der einfachen, im zweiten Falle ist die summierte Zuckung nahezu dreimal so hoch wie die einfache. Diese Höhenzunahmen übertreffen

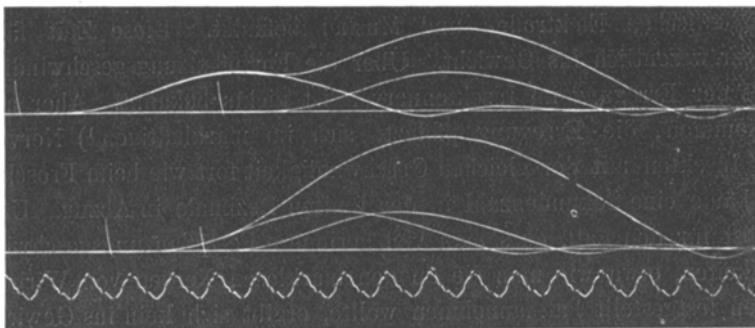


Fig. 19.

die am Froschmuskel zu beobachtenden bei weitem. Die Dauer der summierten Zuckung ist weit grösser als die Zeit zwischen dem Beginne der ersten und dem Ende der zweiten einfachen Zuckung. Beim Froschmuskel pflegt gewöhnlich das umgekehrte Verhältnis die

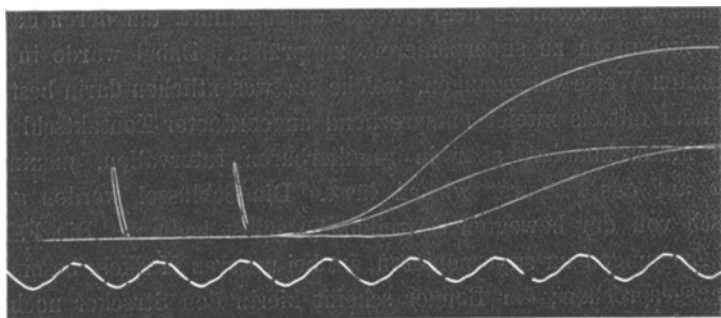


Fig. 20.

Regel zu sein¹⁾. Auch die Superposition zweier Zuckungen bei Verlegung des zweiten Reizes in das Latenzstadium des ersten erzeugt eine bedeutende Steigerung der Hubhöhe.

1) Vgl. H. Sewall, On the effect of two succeeding stimuli upon muscular contraction. Journ. of physiol. Bd. 2 S. 164. 1880.

Eine solche Erscheinung ist in Fig. 20 vom Beuger zu sehen. Die Hubhöhe der summierten Zuckung beträgt mehr als das Doppelte der einfachen. Endlich bringen wir noch in Fig. 21 (auf die Hälfte verkleinert) eine Kurve der Superposition zweier Zuckungen durch den Streckers der Schiene. Der zweite Reiz folgte dem ersten in dem sehr kurzen Intervall von 0,006 Sekunden. Dabei ist die Summation sehr ausgesprochen. Es wäre interessant, an unseren Muskeln die genaueren Verhältnisse bei der Superposition zweier Zuckungen zu erheben, im besonderen auch das kleinste Intervall

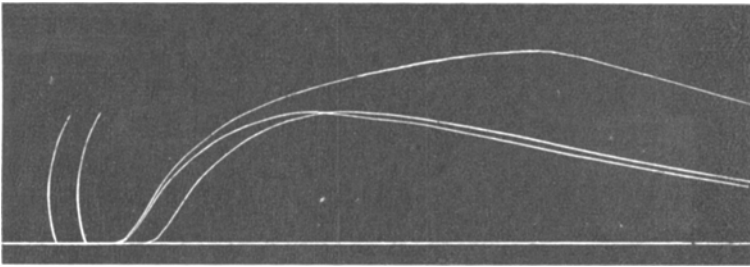


Fig. 21.

noch Summation bewirkender Reize. Dieses dürfte an diesem Objekte sehr klein sein. Am Froschmuskel hat Sewall¹⁾ das kleinste Intervall mit 0,001 Sekunden festgestellt. Dazu fehlte bisher genügend grosses Material. Jedenfalls ist die Summationsfähigkeit unserer Muskeln sehr gross.

Ermüdung durch Einzelreize.

Prüft man die Ermüdbarkeit unserer Muskeln durch Einzelreize, so stellt es sich heraus, dass sie sich gegenüber serienweiser Reizung recht resistent verhalten.

In Fig. 22 ist ein Ausschnitt aus einer Ermüdungsreihe des Streckers der Schiene zu sehen. Die Reizung erfolgte mit maximal wirkenden Öffnungsschlägen in Intervallen von etwas über 0,5 Sekunden. Nach 350 Zuckungen ist die Hubhöhe kaum vermindert, die Zuckungsdauer nicht verändert. Von hier ab macht sich allmählich die Abnahme der Hubhöhe geltend; nach 1000 Zuckungen beträgt sie aber

1) A. a. O. S. 173.

immer noch etwa ein Drittel der ursprünglichen Hubhöhe (oberste Kurvenlinie), ohne dass eine Verlängerung der Zuckungsdauer eingetreten wäre. Diese letztere ist im Gegenteil um etwa ein Drittel vermindert, eine Erscheinung, welche auch weiterhin unter weiterer Abnahme der Hubhöhe andauert und zu den am Froschmuskel zu erhebenden Befunden sehr im Gegensatze steht.

Leichter ermüdbar ist durch die geschilderten Maassnahmen der Beuger. Hier tritt die Abnahme der Zuckungshöhe rascher ein

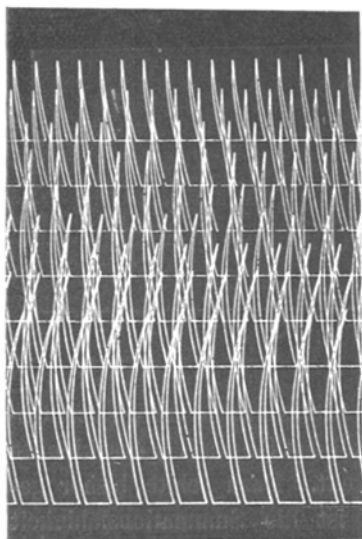


Fig. 22.

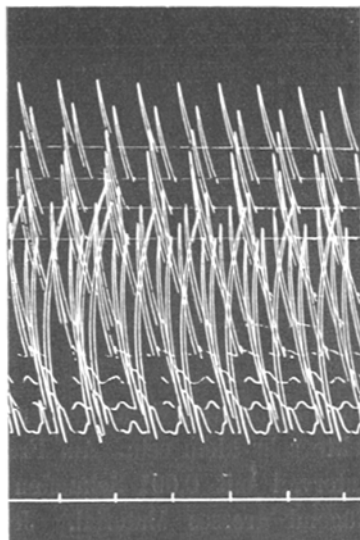


Fig. 23.

(Fig. 23), hält sich aber doch nach etwa 1000 Zuckungen noch auf ziemlicher Höhe. Eine Verlängerung der Zuckungsdauer ist auch hier nicht zu konstatieren.

Tetanus.

Es war beabsichtigt, an unseren Muskeln das Verhalten des Tetanus, die Verschmelzungsfrequenz, sowie eine Reihe weiterer hierher gehöriger Fragen zu studieren. Indessen stellte es sich bald heraus, dass durch eigentümliche Verhältnisse solchen Untersuchungen an diesem Objekte besondere Schwierigkeiten entgegenstehen. Vor allem die ausserordentlich grosse Hinfälligkeit des Beugers, aber auch des Streckers gegenüber rhythmischer Reizung mit stärkeren

Induktionsströmen. Dann das ungemein leichte Auftreten eines eigentümlichen Phänomens, auf welches seinerzeit Schönlein an Käfermuskeln aufmerksam machte, nämlich das Erscheinen relativ langsam verlaufender rhythmischer Bewegungserscheinungen bei gleichmässiger tetanischer Reizung. Diese Umstände haben bisher alle Bemühungen, an dem vorhandenen, ja nicht sehr reichlichen Materiale Tetanusstudien anzustellen, zunichte gemacht, so dass nichts Anderes erübrigt, als die erwähnten, immerhin sehr interessanten Erscheinungen vorzuführen.

Zunächst lässt sich vor allem am Strecker ein gleichmässiger

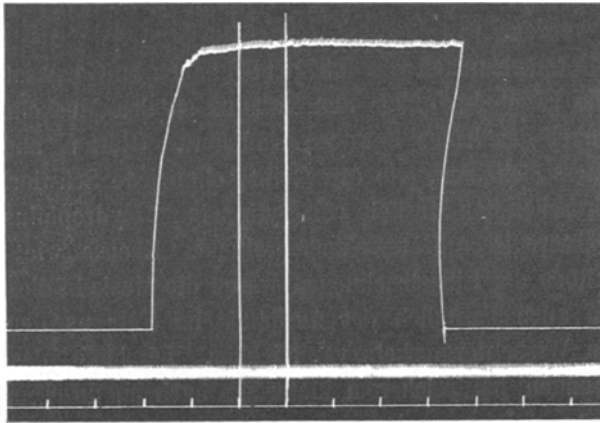


Fig. 24.

Tetanus, wenn auch nicht mit völliger Verschmelzung der einzelnen Wellen, mit relativ geringer Reizfrequenz erzielen.

Fig. 24 zeigt ein solches Beispiel. Bei derartigen Versuchen empfiehlt es sich, da die Hubhöhe meistens so gross wird, als sie unter den gegebenen Verhältnissen der Schienenbewegung überhaupt werden kann (Streckung des Kniegelenkes bis 180°), eine Übertragung der Schienenbewegung durch Fadenzug auf einen Schreibhebel vorzunehmen. Das ist im vorliegenden Falle geschehen. Die Reizfrequenz betrug 18 in der Sekunde; nur Öffnungsschläge waren wirksam. Die einzelnen Zuckungen sind nicht vollkommen verschmolzen. Genauer über die Verschmelzungsfrequenz auszusagen, ist nicht möglich, weil es trotz aller Bemühungen bisher nicht gelang, solche Versuche an einem Objekte öfters zu wiederholen. Am

Beuger konnten derartige Befunde bisher überhaupt nicht erzielt werden. Er ermüdet hierbei ungemein rasch und liefert sogleich so enorme Kontraktionsrückstände, dass jede Vergleichung der Kurven ausgeschlossen erscheint. Am Strecker und Beuger erhält man dann öfters sehr niedrige Tetani, welche aber schon bei ungemein niedriger Reizfrequenz (15—20 Reize pro Sekunde) vollkommen glatt erscheinen. Das deutet darauf hin, dass die Dauer der einzelnen Zuckungen in diesem Zustande sehr verlängert sein müsste, was aber tatsächlich, wie oben bei den Ermüdungsversuchen auseinander-gesetzt wurde, gar nicht der Fall sein dürfte. Kurz, es gelang bisher nicht, die hier interessierenden Fragen unter solchen Verhältnissen zu studieren, welche Schlüsse auf das normale Verhalten der Muskeln erlauben würden.

Die Untersuchungen von Rollett¹⁾ haben im Gegensatze hierzu vorzügliche Ergebnisse über den Tetanus an den Muskeln, welche den Schenkel der Käfer bewegen, geliefert. Glatter, andauernder Tetanus liess sich hier, wie es scheint, ohne jede Schwierigkeit erzielen. Zwischen den Muskeln von *Dytiscus* und *Hydrophilus* machten sich charakteristische Unterschiede geltend. Ebenso wie bezüglich des Verhaltens der Einzelzuckungen waren die Muskeln dieser beiden Käferarten auch bezüglich der Ausdauer im Tetanus den weissen bzw. roten Wirbeltiermuskeln vergleichbar. Ich hoffe, dass weitere Untersuchungen bei reicherem Materiale auch an unserem Objekte zu Resultaten führen werden.

Diese oben schon erwähnten rhythmischen Erscheinungen bei gleichmässiger tetanisierender Reizung hingegen sind sehr leicht zu erzielen und äusserst merkwürdig. Schönlein²⁾ hat bei seinen Untersuchungen an Käferbeinen bei Anwendung minimaler Reizstärken Derartiges gesehen. Er reizte die im Schenkel von *Dytiscus* und *Hydrophilus* liegenden Muskeln durch eingestochene Nadeln und verzeichnete die Bewegungen der Schiene, indem er sie durch Fadenzug auf einen leichten Schreibhebel übertrug. Er beobachtete bei dauernder tetanischer Reizung rhythmische Kontraktionen und rhythmisch unterbrochene Tetani. Alles dies jedoch nur bei minimalen Reizen innerhalb geringer Änderung der Reizstärke. Weitere Ver-

1) Denkschriften 1887. A. a. O. S. 210.

2) K. Schönlein, Über rhythmische Kontraktionen quergestreifter Muskeln auf tetanische Reizung. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Physiol. Abt.) 1882 S. 369.

stärkung des Reizes bewirkte an seinem, dem unsrigen nahe verwandten Objekte glatten und anhaltenden Tetanus „solange der Muskel noch kontraktionsfähig ist“, eine Erscheinung, welche, wie oben bemerkt, an unseren Muskeln bisher nur sehr schwierig zu erzielen war.

Rollett¹⁾ hat sich über die Befunde von Schönlein sehr zurückhaltend ausgesprochen. „Man kann sich keine Form der elektrischen Reizung vorstellen, bei welcher die Gefahr, dass eine artefakte, durch die Unvollkommenheiten des Reizapparates allein bedingte Rhythmik auftrate, so gross ist wie bei dem Verfahren von Schönlein.“ Indessen hat Schönlein selbst dem Verhalten seines Unterbrechers Aufmerksamkeit geschenkt und ist nicht der Meinung, dass es sich in seinen Kurven um Artefakte handle. Auch konnte er am Froschmuskel mit der gleichen Versuchsanordnung derartige Erscheinungen nicht erzielen. Ferner hat Schönlein die ganz analogen Befunde von Richet²⁾ an tetanisch gereizten Scherenmuskeln vom Krebs bestätigend nachgeprüft. Richet fand: „Li l'on soumet le muscle à des courants électriques se succédant rapidement, mais assez faibles pour ne pas produire le rapprochement complet et persistant des deux branches de la pince, on voit que, quoique le courants ne cessent pas d'exciter le muscle, la branche mobile s'écarte et se rapproche successivement avec une sorte de rythme très régulier.“ Das Phänomen wurde von Richet in Kurvenform vorgeführt; eine befriedigende Erklärung konnte er nicht geben. „Peut-être s'agit-il d'un épuisement de l'excitabilité, épuisement survenant très vite, et amenant le relâchement du muscle. Mais, une courte période de repos étant suffisante pour rendre au muscle sa contractilité, la contraction recommence de plus belle, et ainsi de suite. Ces alternatives d'épuisement et de réparation expliquent la succession de contractions et de relâchements du muscle.“ Endlich hat auch noch de Varigny³⁾ die gleiche Erscheinung an verschiedenen Crustaceen, bei Cephalopoden und einer Meduse beobachtet.

1) Denkschriften 1887. A. a. O. S. 199.

2) Ch. Richet, Contribution à la physiologie des centres nerveux et des muscles de l'écrevisse. Arch. de physiol. norm. et pathol. série 2^e t. 6 p. 262 et 522. 1880. (Travaux du laborat. de M. Ch. Richet, t. 1 p. 1. Paris 1893.)

3) H. de Varigny, Sur le tétanos rythmique chez les muscles d'invertébrés. Arch. de physiol. norm. et pathol. sér. 3 t. 7 p. 151. 1886.

Diesen Befunden nun reihen sich die noch zu schildernden Erscheinungen an den Schenkelmuskeln von *Locusta* an. Es ist aber sogleich zu bemerken, dass dieselben nicht etwa bloss unmittelbar an der Reizschwelle und innerhalb sehr enger Grenzen der Reizstärke, wie bei Schönlein, oder nur bei sehr hohen Frequenzen der Reizfolge zu erzielen waren; sondern in weiten Grenzen der Reizstärke von der Schwelle an war bei gleichmässig andauernder rhythmischer Reizung nichts Anderes zu erhalten, als mehr oder weniger rhythmisch unterbrochene Zuckungen bzw. kurze Tetani.

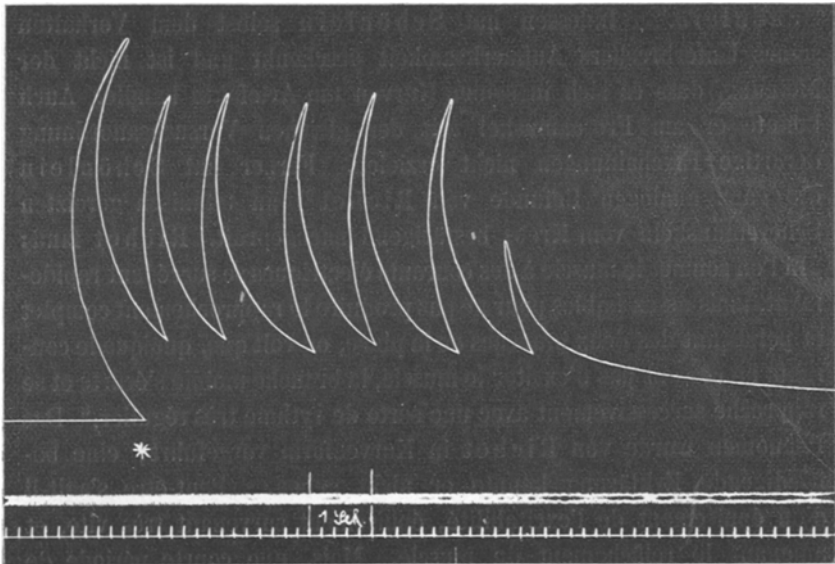


Fig. 25.

Erst bei relativ geringem Rollenabstande des reizenden Induktoriums erschien der andauernde Tetanus (wie oben in Fig. 24), worauf in kürzester Zeit, gewöhnlich unter Eintritt erheblichen Kontraktionsrückstandes, die Reizbarkeit des Präparates schwand. Wir bringen nun in den folgenden Figuren einige Beispiele der in Rede stehenden Erscheinungen.

Fig. 25 zeigt den Erfolg einer andauernden Reizung des Streckers der Schiene durch Öffnung eines Vorreiberschlüssels (bei *). Die Reizfrequenz (nur Öffnungen waren wirksam) betrug 31 Reize in der Sekunde, die Stromstärke war derartig, dass Einzelzuckungen maximal waren. Wie man sieht, erfolgte ein ziemlich regelmässiger, lang-

samer Wechsel von rascher Kontraktion und langsamer Erschlaffung, welcher etwa 6,5 Sekunden andauerte und sich siebenmal wiederholte. Das entspricht etwa einer Frequenz von 66 derartig rhythmisch wiederkehrenden Erscheinungen. Nun wurde der Vorreiber-schlüssel geschlossen. Nach seiner neuerlichen Öffnung nach einer Pause von etwa 10 Sekunden begann das gleiche Spiel wieder.

Fig. 26 zeigt die zweite Serie von derartigen, nunmehr weniger regelmässig erfolgenden „rhythmischen“ Erscheinungen. Mit etwa

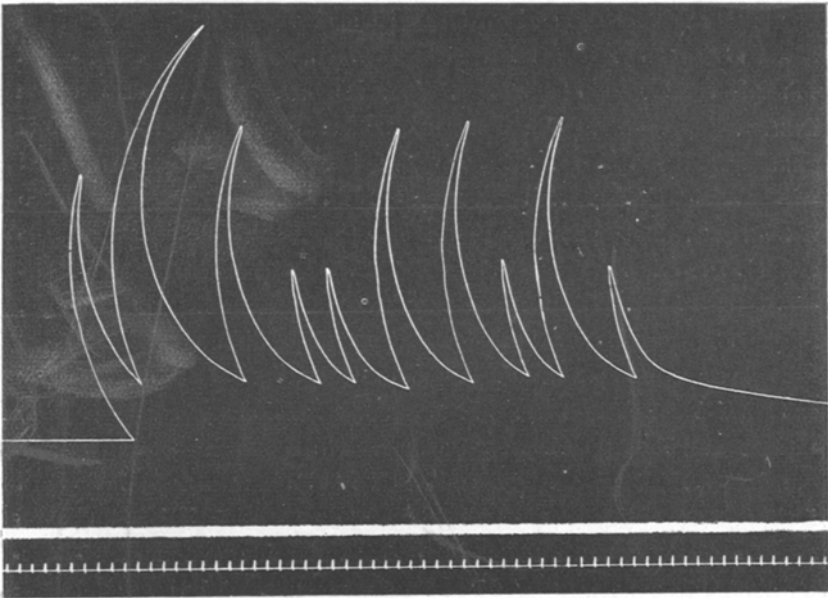


Fig. 26.

der gleichen Frequenz (aber weniger regelmässig) und sehr verschiedener Hubhöhe kam es zu immer neuem, tetanischem Anstiege und langsamerem Absinken der Kurve, ohne dass der Muskel während der Dauer der Reizung völlig erschlafft wäre. Auch weiterhin kam es bei jeder neuen Reizung zu der gleichen oder einer sehr ähnlichen Erscheinung.

Andere Fälle boten prinzipiell das gleiche, aber in anderer Form dar.

Fig. 27 zeigt noch ein Beispiel der merkwürdigen Erfolge bei andauernder tetanischer Reizung des Streckers mit nicht zu starkem Strome. Im ersten Teile der Kurve kommt es nur zu einer Reihe

von Zuckungen mit anschliessendem, langsamem Erschlaffen. Nach kurzer Pause beginnt ein etwa $1\frac{1}{2}$ Sekunden dauernder Tetanus, welchem wieder ganz unregelmässig auftretende Verkürzungsformen folgen. (Zeit in 0,2 Sekunden.)

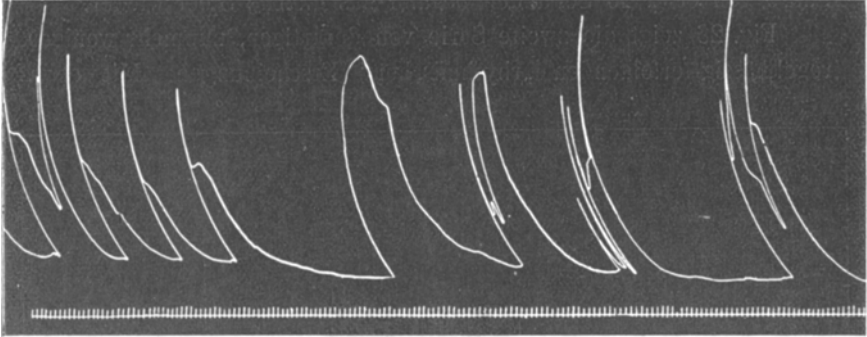


Fig. 27.

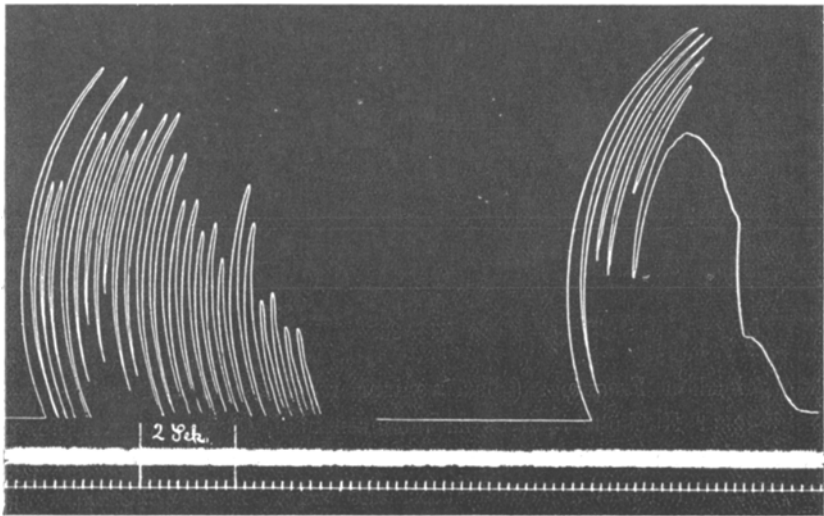


Fig. 28.

Endlich noch zwei Beispiele vom Beuger der Schiene. Bei diesem Muskel erscheint bei Reizung mit schwachen tetanisierenden Strömen meistens eine recht regelmässige Folge ganz kurzer Tetani. Im ersten Teile der Fig. 28 tritt eine solche bei Reizung mit Induktionsstrom von 28 Reizen (Öffnungen) in der Sekunde ein. Die

Hubhöhen und auch die Grösse der jeweiligen Erschlaffung sind sehr verschieden, die Frequenz beträgt etwa vier in der Sekunde. Bei neuerlicher Reizung änderte sich das Verhalten des Muskels. Nach fünf kurzen tetanischen Kontraktionen kam es zu einem länger dauernden, bald stufenweise abfallenden Tetanus. Bei späterer Reizung erschienen wieder die rhythmischen Kontraktionen.

In einem anderen Falle vom Beuger (Fig. 29) kam es bei andauernder tetanischer Reizung mit 18 pro Sekunde Reizfrequenz zum Auftreten tetanischer Verkürzungen, welche mit einer Frequenz von etwa sieben pro Sekunde mehr oder weniger grosse Schwankungen der Intensität aufwiesen.

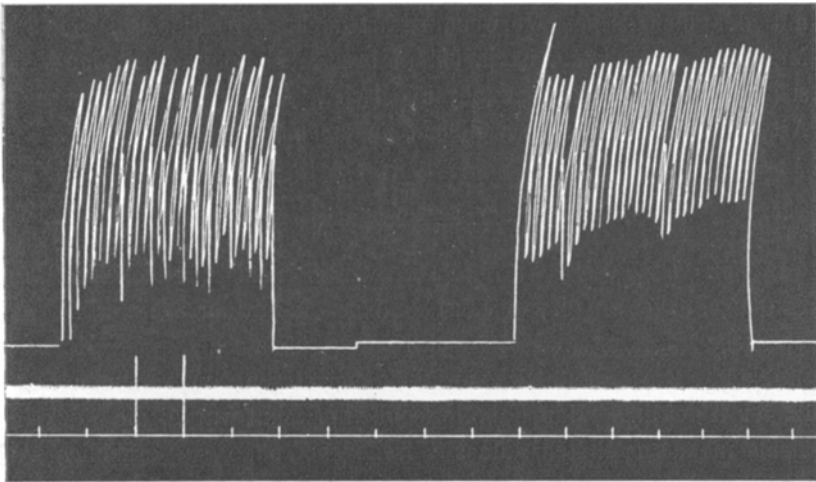


Fig. 29.

Bei Betrachtung der Kurven, noch weit mehr aber bei Anstellung der Experimente selbst, hat man durchaus den Eindruck, dass die Ursachen dieser schwer erklärlichen Erscheinungen im Muskel selbst und nicht in der Versuchsanordnung liegen müssen. Immerhin ist die Anordnung der Versuche keine ideale und es wird, sich empfehlen, durch allerlei Kontrollen, welche bei genügendem Versuchsmaterial leicht angestellt werden können, Versuchsfehler mit völliger Sicherheit auszuschliessen.

Wie man sieht, sind also die Versuche bezüglich des Tetanus an unserem Objekte keineswegs abgeschlossen. Die ungemein grosse Hinfälligkeit der Muskeln gegenüber andauernder stärkerer tetani-

sierender Reizung mag ihre Ursache in der Unzweckmässigkeit der Reizart haben. Sie kontrastiert gar zu auffällig mit den andauernden und ungemein kräftigen tetanischen Aktionen, welche an diesen Muskeln im Wege des Reflexes zu erzielen sind. Dagegen bemerkt man niemals am unversehrten Tiere rhythmische Aktionen der Beine, abgesehen vom Schreiten. Es müsste also das leichte Auftreten der eigentümlichen tetanischen Rhythmen bei dauernder Reizung als eine Erscheinung bezeichnet werden, welche dem biologischen Verhalten dieser Tiere in keiner Weise entspricht. Allerdings werden die Schenkelmuskeln, vor allem der Strecker normalerweise auch nur zu ganz kurzem, wenn auch kräftigem Tetanus gebracht. Indessen scheint ein solcher Vergleich der Effekte der künstlichen Reizung mit der biologischen Verwendungsart nicht zutreffend. Denn die Methodik der Reizung ist ja bei unseren muskelphysiologischen Versuchen überhaupt ganz „unphysiologisch“. Reizversuche mit anderer Art der Reizung werden vielleicht andersartige Erfolge zeitigen.

Aktionsströme.

Wir beschliessen die noch in vieler Hinsicht unvollständigen Untersuchungen an unseren Insektenmuskeln mit der Schilderung der Versuche zur Darstellung der elektrischen Phänomene bei der Muskel-tätigkeit. Die grösste Schwierigkeit bei diesen Experimenten liegt in der Ableitung. Man kann, wie oben erwähnt wurde, die Muskeln nicht in ausgedehntem Maasse freilegen, ohne sie erheblich zu schädigen. Eine Ableitung zum Saitengalvanometer ist also nur durch Löcher möglich, welche man in den Chitinmantel bricht. Nun besteht ein grosser Übelstand darin, dass sich die Muskelsubstanz unter solchen Löchern bei ihrer Kontraktion ganz erheblich verschiebt. Dadurch ergeben sich die von stark beweglichen Muskeln (Froschherz usw.) her wohlbekannten Schwierigkeiten der festen Anlegung von Elektroden in erhöhtem Maasse. Denn die Ränder des Loches schieben gleichsam bei der Bewegung der darunterliegenden Muskelstellen die Elektroden über diese hinweg, was natürlich zu einer Verunstaltung der Kurven der Aktionsströme führen muss. Die Anlegung und Durchfädelung von Seilelektroden führte zu gar keinen brauchbaren Resultaten. Solche konnten erst, wenn auch durch die Bewegung der Muskeln verunstaltet, gewonnen werden, als feine Drähtchen aus Neusilber mit umgebogenen Spitzen durch die Trepan-

löcher in der Chitinhaut in die Muskeln eingehakt wurden. Die freien Enden dieser Drähtchen, welche also gleichsam aus dem Schenkel heraushingen, waren nicht fixiert, sondern tauchten in je ein kleines Quecksilbernäpfchen. Auf solche Weise waren die Drähtchen freibeweglich und folgten ganz gut den Bewegungen des Muskels. Diese ganze Versuchsanordnung ist nur als eine provisorische zu betrachten. Eben als dieselbe durch passenderes Material und weitere Verbesserungen geeigneter gemacht werden sollte, ging für dieses Jahr das Versuchsmaterial definitiv zu Ende. Aus den bisher angestellten neun Versuchen an drei Tieren geht nur hervor, dass die Darstellung der Aktionsströme unserer Muskeln ziemlich rein möglich sein wird, und dass der zuletzt eingeschlagene Weg der Ableitung noch verbesserungsfähig sein dürfte.

Es sei noch erwähnt, dass elektrische Erscheinungen an Heuschreckenmuskeln schon einmal beobachtet worden sind. Es hat nämlich Tschachotin¹⁾ gelegentlich seiner Untersuchungen über Demarkationsströme an den verschiedensten Tierarten auch die Schenkelmuskulatur der Sprungbeine einer Orthoptere, der Feldheuschrecke *Acridium aegypticum*, benutzt. Er fand an Muskeln, welche dem Schenkel entnommen wurden, Demarkationsströme von sehr erheblicher Kraft (32—78 Millivolt). Bemerkenswert ist ferner der Umstand, dass sich am Querschnitt nach Autotomie des Beines nur ein relativ sehr geringer Strom ableiten liess, der sich nach einem knapp daneben gesetzten künstlichen Schnitte um das Mehrfache steigerte.

Wir bringen nun an der Hand zweier Kurven eine Erörterung der bisher erzielten Resultate.

Fig. 30 ist eine Zeichnung nach der am besten und, wie es scheint, am reinsten gelungenen Kurve der Aktionsströme des Streckers bei einzelner Reizung. Die Zeichnung ist genau mit den Details und zeitlichen Verhältnissen des Originals (Film) ausgeführt und eignet sich besser als dieses zur einfachen Reproduktion und Erörterung der Einzelheiten. (Von rechts nach links zu lesen.)

Der Schenkel wurde über der Hüfte enukleiert und in der gleichen Lage auf Kork gesteckt, wie es in Fig. 10 dargestellt er-

1) S. Tschachotin, Über die bioelektrischen Ströme bei Wirbellosen und deren Vergleich mit analogen Erscheinungen bei Wirbeltieren. Pflüger's Arch. Bd. 120 S. 565. 1907.

scheint. Jedoch erfolgte die Befestigung derart, dass der Strecker der Schiene unversehrt blieb, indem die haltenden Nadeln nach Durchschneidung der Beugersehne durch die Beugeseite des Schenkels durchgestochen wurden, und dass das kurze übriggelassene Schienende sich vor dem Spalte des photographischen Registrierapparates bewegen konnte. Die Zuführung der Reize erfolgte indirekt durch zwei feine, mit Drähtchen armierte Nadeln, welche in geringem Abstände voneinander durch die Hüfte durchgestossen wurden. Auf diese Weise wurden also die zu den Schenkelmuskeln ziehenden Nerven gereizt. Die Ableitung zum Galvanometer erfolgte in der

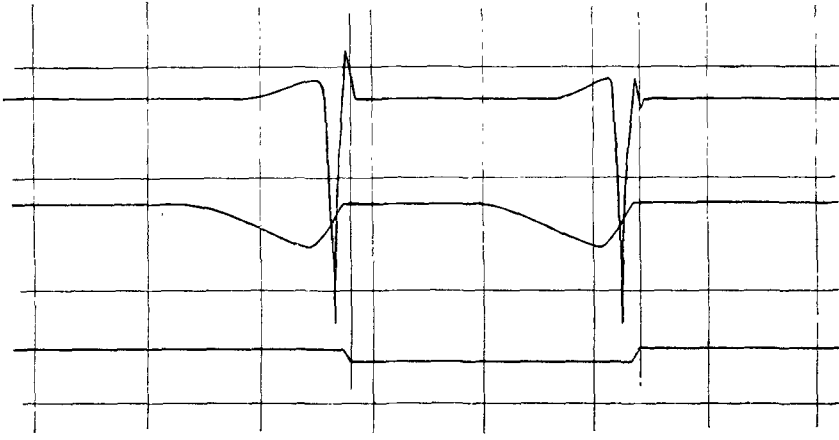


Fig. 30.

eben beschriebenen Weise mit zwei feinen Neusilberhäkchen, welche durch zwei feine Löcher im Chitinmantel (an den in Fig. 10 mit * bezeichneten Stellen) eingeführt wurden. Die Einrichtung des Saiten-galvanometers war die gebräuchliche mit entsprechend stark gespannter Saite.

So hergerichtet, wurde das Präparat mit eben gut wirksamen einzelnen Schliessungs- und Öffnungsschlägen gereizt. Ein elektromagnetisches Signal verzeichnete (Fig. 30, unterste Kurvenlinie) den Moment der Schliessung bzw. Öffnung des I. Stromes, die Schiene verzeichnete (mittlere Kurvenlinie) die Muskelkontraktion, während die Saite die abgeleiteten elektrischen Erscheinungen (oberste Kurvenlinie) registrierte. Für die Verzeichnung der Zeit war durch Jaquet und Speichenrad gesorgt. In dem in Fig. 30 entworfenen Koordi-

natensystem bedeutet die Seite eines Quadrates in der Abszisse 0,2 Sekunden, in der Ordinate nicht genau 1,5 Millivolt. Die Kurve ist von rechts nach links zu lesen.

Die einzelnen elektrischen Erscheinungen sind bei beiden Arten der Reizung (Öffnungs- bzw. Schliessungsinduktionsschlag) bis auf den Anfang ganz gleich: Eine Entstellung der Kurven durch hereinbrechenden Induktionsstrom erfolgt also im wesentlichen nicht. Sehr kurze Zeit vor dem Beginne der Tätigkeit des elektromagnetischen Signales erfolgt ein kleiner Saitenausschlag, welcher bei Schliessung des ersten Stromes abwärts gerichtet ist. Das ist zweifellos der Ausdruck einer in die Saite gelangten Stromschleife des Schliessungsinduktionsschlages. Ihm folgt eine kleine Zacke, welche aufwärts gerichtet ist. Im Momente, in welchem das Signal die Öffnung des I. Stromes anzeigt, hat eine kurz zuvor beginnende Erhebung der Saitenkurve ein geringes Maass erreicht, welchem sich (im Original deutlich) mit einem ganz leichten Knick eine weitere Aufwärtsbewegung anschliesst. Es handelt sich hier offenbar ebenfalls um eine kleine Stromschleife des Öffnungsinduktionsstromes, dessen entgegengesetzte Richtung und steilerer und höherer Verlauf bekanntlich in der Saitenkurve zum Ausdruck kommt sowie anschliessend um die gleiche oder sehr ähnliche Zacke, wie sie im ersten Falle (bei der Schliessung) der Stromschleife folgt. In beiden Fällen erfolgt nun ein hoher und steiler Saitenausschlag nach unten, welcher nach neuerlicher geringer, aufwärtsgerichteter Überschreitung der Abszisse der Saitenkurve in eine relativ langsam erfolgende Senkung zu derselben übergeht. Derartiger oder sehr ähnlicher Kurven wurden unter den geschilderten, am besten gelungenen Ableitungsverhältnissen 21 gewonnen. Acht von ihnen entsprechen den in Fig. 30 vorgeführten genau, die übrigen unterscheiden sich im wesentlichen durch andere Form und grössere Dehnung des letzten Kurventeiles nach der grossen abwärts gerichteten Schwankung und durch deren sehr verschiedene Höhe. Die Dauer der ganzen elektrischen Erscheinung ohne die Stromschleife beträgt, am Originale gemessen, etwa 0,13, bis zum Ende der grossen abwärts gerichteten Zacke 0,043 Sekunden.

Die mechanische Aktion beginnt in diesen Kurven etwa 0,008 Sekunden nach der elektrischen (an solchen Kurven gemessen, an denen keine Stromschleife zu sehen war), dauert aber sehr lange an, da die Erschlaffung mangels einer stärkeren Belastung sehr verzögert

ist. Das mechanische Latenzstadium ist also hier erheblich kürzer, als oben bei mechanischer Registrierung gefunden wurde. Auch das erklärt sich leicht aus der mangelnden Belastung. Bei dieser Gelegenheit ist zu erwähnen, dass stärkere Belastung oder Fixierung der Schiene für die ruhigere Anlegung der Elektroden und überhaupt für die Reinheit der elektrischen Erscheinungen keinen Vorteil zu bieten scheinen. Denn die schlechtesten, sichtlich am meisten verunstalteten Kurven wurden bisher an solchen Präparaten erhalten, deren Schiene fixiert war. Dabei sieht man auch, dass die Ableitungselektroden sich mindestens ebenso bewegen wie bei unbelasteter Schiene.

Offensichtlich ist der Endteil der geschilderten elektrischen Erscheinung durch die mechanischen Ereignisse im Schenkel entsteht. Es dürften hier sowohl Widerstandsänderungen an den Elektroden durch die grobe mechanische Verschiebung der Teile als auch Änderungen der teilweisen inneren Abgleichung der Aktionsströme in dem geschlossenen Organe in Betracht kommen. Wie weit das gleiche für die übrigen Teile der Kurve in Betracht kommt, lässt sich vorläufig nicht sagen. Diese Experimente sollen vor allem, sobald neues Material zur Verfügung steht, ihre Fortsetzung finden. Jedenfalls ist die Darstellung von Aktionsströmen bei der Einzelmuskelzuckung des Insektenmuskels, wenn auch vorläufig noch nicht ganz rein, gelungen.

Wir beschliessen nunmehr unsere Erörterungen mit der Erwähnung von Versuchen, Aktionsströme des Streckers der Schiene bei tetanischer Reizung abzuleiten. Die Experimente, welche darin bestanden, bei der bisher beschriebenen Versuchsanordnung durch Induktionsströme tetanisierend zu reizen, sind alle durchaus misslungen. Denn die Saite begann infolge einbrechender Stromschleifen zu schwingen und lieferte ganz unbrauchbare Kurven. Es wurde daher der Versuch gemacht, zunächst Aktionsströme von reflektorischem Tetanus des Streckers zu gewinnen. Einer der so unternommenen Versuche lieferte Kurven, welche, untereinander gleich, der Erörterung wert sind. Die Herrichtung des Präparates gestaltete sich derart, dass das ganze Tier in geeigneter Weise mit Nadeln, ohne es wesentlich zu verletzen, auf Kork gesteckt wurde, während der eine Schenkel nach Durchschneidung der Beugersehne wiederum in einer der Fig. 10 etwa entsprechenden Weise fixiert, wie eben beschrieben, abgeleitet und vor den Registrierspalt gebracht wurde.

Die Reizung erfolgte durch kurzes Kneifen der Bauchhaut mit einer Pinzette aus Elfenbein. Darauf erfolgte jedesmal eine reflektorische, gedehnte Streckung der Schiene.

Fig. 31 zeigt die Kurve der hierbei abgeleiteten elektrischen Erscheinungen (von links nach rechts zu lesen). Die Zeit ist in 0,2 Sekunden verzeichnet, die mittlere Kurvenlinie zeigt die Bewegung der Schiene im Sinne der Beugung als Erhebung, die obere Kurvenlinie ist die Saitenkurve. Man sieht, dass infolge der Reizung der Muskel eine länger andauernde tetanische Kontraktion ausführt. Kurz vor deren Beginn wird die Saite unruhig und vollführt nun eine Zeitlang mit einiger Regelmässigkeit sehr rasch einander folgende Ausschläge, welche an jene Erscheinungen erinnern, die man bei

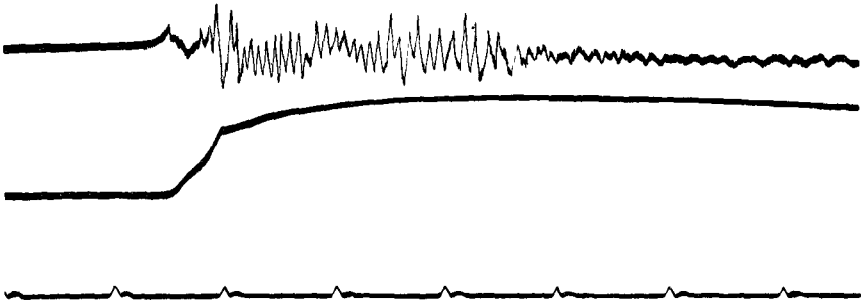


Fig. 31.

Ableitung von tetanisierten Muskeln zu sehen gewöhnt ist. Die Frequenz dieser Kurvenzacken beträgt etwa 60 in der Sekunde, also einen Wert, welcher innerhalb der bei solcher Gelegenheit zu beobachtenden Grenzen liegt. Zur Zeit der beginnenden langsamen Erschlaffung des Muskels (keine Belastung, Beugersehne durchschnitten) wird die Höhe und auch die Frequenz dieser Wellen weit geringer (ca. 25—30 in der Sekunde). Am Ende der Erschlaffung nimmt die Höhe der Wellen wieder etwas zu, die Frequenz dagegen nicht. Nach eingetretener Muskelruhe sind die Wellen verschwunden.

Natürlich ist eine solche Kurve nur mit Vorsicht zu beurteilen, zumal bisher nicht mehr als ein einziger leidlich gelungener Versuch durchgeführt werden konnte, wenn auch eine Reihe von Kurven dieses Versuches ganz das gleiche Resultat ergaben. Es wäre natürlich verlockend, den 60er Rhythmus in unserer Kurve als den

Rhythmus unseres Muskels bei physiologischer Innervation zu bezeichnen. Möglicherweise ist Versuch und Resultat auch richtig. Es könnten aber auch mehrere Fehlerquellen im Spiele sein, welche nur durch oftmalige Anstellung des Versuches unter verschiedenen Erfolg versprechenden Modifikationen auszuschalten wären. Hierüber wird bei späterer Gelegenheit Weiteres zu berichten sein.
